MARINE BIOLOGICAL LABORATORY.

Received .....

Accession No. .....

Given by .....

Place, ...

*** No book or pamphlet is to be removed from the Laboratory without the permission of the Trustees.

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Sechszigster Band.

Mit 34 Tafeln und 58 Textfiguren.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1902.

1437

Inhalt.

Seite

Ueber Nervenendigungen im menschlichen Muskel. Von Dr. Grabower, Privatdozent an der Universität Berlin. Hierzu Tafel I—III . . 1

Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies. Von Dr. med. Max Moszkowski. (Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B.) Hierzu 4 Textfiguren und 6 Schemata 17

Zur Kenntniss der Knorpelkapseln und Chondrinballen des hyalinen Knorpels. Von P. Morawitz. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.) Hierzu Tafel IV 66

Ueber einen eigenartigen Prozess in den Samenblasen von Cervus alces. Von Dr. med. Rud. Kolster, Dozent an der Universität zu Helsingfors (Finnland). Hierzu Tafel V 100

Die Entwickelung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Von Emil Godlewski jun. aus Krakau. (Aus dem histologischen Institut der Universität München.) Hierzu Tafel VI, VII und VIII 111

Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien. Von Professor Victor Faussek in Petersburg. Hierzu Tafel IX . . 157

Bemerkungen zum Aufsatz Völkers: Beiträge zur Entwicklung des Pankreas bei den Amnioten. Von Dr. Konrad Helly. (Aus dem ersten anatomischen Institut in Wien.) 174

Bemerkungen zum Aufsatze R. Heinz: Ueber Phagocytose der Lebergefässendothelien. Von Prof. Browicz in Krakau 177

Einige Bemerkungen zur Histologie des elektrischen Lappens bei Torpedo marmorata. Von Em. Mencl, Demonstrator am Institut für Zoologie und vergleichende Anatomie an der böhmischen Universität Prag. Hierzu Tafel X und 4 Textfiguren 181

Ueber arterio-venöse Anastomosen an den Extremitätenenden beim Menschen und den krallentragenden Säugetieren. Von Dr. Otto Grosser, Assistent am Institut. (Aus dem I. anatomischen Institut in Wien.) Hierzu Tafel XI und XII und 2 Textfiguren . . 191

Beobachtungen an neuen und bekannten Nemathelminthen. Von Dr. v. Linstow in Göttingen. Hierzu Tafel XIII 217

Zur Histogenese der Spermien von Phalangista vulpina. Von Dr. K. v. Korff, Assistent am anatomischen Institut in Kiel. (Aus dem anatomischen Institut zu Kiel.) Hierzu Tafel XIV und XV und 4 Textfiguren 233

Zur Kenntnis der Erythrocytenbildung. Von Selmar Aschheim, approb. Arzt aus Berlin 261

Das braune Fettgewebe bei schweizerischen und deutschen Nagern und Insektivoren. Von Max Auerbach. Hierzu Tafel XVI und XVII 291

Seite

Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere. Von Dr. Karl Peter, Privatdozent und Prosektor. (Aus dem anatomischen Institut der Universität Breslau.) Hierzu Tafel XVIII und 9 Figuren im Text 339

Die Entwicklung der Nasenhöhle bei Amphibien. Teil III: Gymnophionen. Von Privatdozent Dr. v. Hinsberg, Assistent an der Universitätsklinik für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfkrankheiten zu Breslau. (Aus der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung der anatomischen Anstalt zu Breslau.) Hierzu Tafel XIX 369

Die Entwicklung des Geruchsorganes der Selachier. Von Kurt Berliner, cand. med. (Aus der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung der anatomischen Anstalt zu Breslau.) Hierzu Tafel XX und 7 Textfiguren 386

Zur Frage des Urmundschlusses bei R. fusca. Von Dr. med Max Moszkowski. (Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B.) Hierzu 5 Textfiguren 407

Zur Histologie der Nebenniere des Menschen. Von Dr. J. Plečnik. (Aus dem path.-anat. Institut in Wien.) Hierzu 3 Abbildungen im Text 414

Ueber die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen. Von Theodor Moroff aus Gabrovo (Bulgarien). (Aus dem zoologischen Institut München.) Hierzu Tafel XXI und XXII 428

Zur Entwicklung der Ringmuskelschicht an den Bronchien der Säugetiere. Von W. Kotzenberg, Würzburg. Hierzu Tafel XXIII und 2 Textfiguren 460

Vergleichende Untersuchungen über den mikroskopischen Bau der Lymphdrüsen von Pferd, Rind, Schwein und Hund. Von Johannes Richter. (Aus dem anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule in Dresden. [Prof. Dr. Baum.]) Hierzu Tafel XXIV und XXV. 469

Das Trigeminusganglion des Orang. Kurze Mitteilung von Hermann Coenen, Vol. Assistenten an der Kgl. chirurgischen Universitätsklinik zu Berlin 514

Ueber die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges. Von Dr. med. H. Herzog, Berlin. (Aus dem anatomisch-biologischen Institut und der I. Königl. Universitäts-Augenklinik zu Berlin.) Hierzu Tafel XXVI—XXIX und 6 Textfiguren 517

Beitrag zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlunge bei Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger. Von Fanny Moser. (Aus dem zoologischen Institut in München.) Hierzu Tafel XXX bis XXXIII und 3 Textfiguren 587

Weiteres über das „Trophospongium" der Nervenzellen und der Drüsenzellen des Salamander-Pankreas. Von Prof. Dr. Emil Holmgren. Hierzu Tafel XXXIV und 3 Textfiguren 669

Zur Kritik der Kernstrukturen. Von Dr. Koloman Tellyesniczky, Dozent und Adjunkt an dem II. anatomischen Institut in Budapest. 681

Ueber Nervenendigungen im menschlichen Muskel.

Von
Dr. **Grabower**, Berlin,
Privatdocent a. d. Universität.

Hierzu Tafel I—III.

Die Nervenendigungen in menschlichen Muskeln haben bisher nur wenige Bearbeiter gefunden. Soweit ich sehe beschränken sich die hiervon in der Literatur niedergelegten Abbildungen auf zwei von W. Krause[1]) gezeichnete Endplatten aus den geraden Augenmuskeln, auf eine Abbildung von Rouget[2]) aus dem m. thyreo-hyoideus sowie auf einige wenige Zeichnungen von W. Kühne[3]) und E. Fischer[4]). Ersterer hat in seiner grossen, mit 323 Figuren versehenen Arbeit über motorische Nervenendigungen nur eine einzige Abbildung aus menschlichem Muskel — aus einem frischamputirten Oberarm — gegeben, welche er selbst „wegen starker Durchwachsung des Muskels mit Fett als sehr mangelhaft" bezeichnet, während Fischer deren acht geliefert hat. Es dürfte wohl die Zähigkeit des menschlichen Muskels und die damit verbundene Schwierigkeit, denselben in Fibrillen zu zerlegen, sowie auch die Hindernisse bei Beschaffung von frischem Material Manchen von der Untersuchung abgehalten haben. Indess sind die Schwierigkeiten nur vermeintliche. Es ist mir zwar gelungen durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Professor v. Hansemann, Prosector am städt. Krankenhause Friedrichshain, Material zu erhalten, welches 2 Stunden post mortem der Leiche entnommen war, allein je mehr ich mich mit dem Gegenstande beschäftigte, um so mehr zeigte es sich, dass auch Präparate, welche schon

[1]) Zeitschr. f. ration. Medicin von Henle u. Pfeufer III. Reihe XVIII. Bd.

[2]) Archives de physiologie norm. et pathol. T. 5. 1862.

[3]) Zeitschr. f. Biologie, neue Folge V. Bd. 1887.

[4]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

24 Stunden alt sind, sofern sie nur auf Eis gelegen, noch sehr brauchbare Untersuchungs-Objecte abgeben. Was die Zähigkeit des Bindegewebes betrifft, so lässt sich dieselbe durch geeignete Methoden ebenso gut überwinden wie in den Muskeln anderer Säuger; es gelingt oft mit geringer Mühe die Muskelfasern, ohne auf sie einen Druck oder eine Zerrung auszuüben, zum fibrillären Zerfall zu bringen. Ueberdies ist es bisweilen zur Erlangung von Uebersichtsbildern vortheilhaft, dass eine grössere Zahl Fibrillen durch Bindegewebe noch mit einander in Zusammenhang stehen. Schwierig allein ist die Entscheidung über die Wahl der Methode. Die an sich beste, die Ehrlich'sche Methylenblaufärbung, ist, da sie eine vitale Methode ist, bei der Darstellung menschlicher Nervenenden leider nicht anwendbar. Die Sihler'sche Hämatoxylin-Methode, die bei Froschmuskeln recht gute Resultate giebt, hat mich beim Menschen im Stich gelassen. Es sind mir nur wenige Präparate gelungen; die dabei erfolgende Anwendung von Essigsäure trennte die Nerven von ihren Endigungen, so dass ich massenhaft abgebrochene Nervenzweige ohne Endapparate zu sehen bekam. Ich habe mich darum der Goldmethode zugewandt und zwar der Loewit'schen mit der Modification von Bremer[1]). Aber auch hierbei waren noch einige besondere Massnahmen erforderlich, die darin bestanden, dass das Gold-Chlorid nicht stärker als in der Concentration von 1/4 Procent angewendet wurde und die Präparate höchstens 10 Minuten in der Goldlösung verweilten. Wandte ich eine stärkere Lösung an oder liess ich die kleinen Stückchen 15—20 Minuten in der Goldlösung liegen, so bekam ich derartig starke Ueberfärbung und Verdunkelung der Muskelfibrillen, dass die Endapparate sich nur undeutlich oder gar nicht differenzirten. Es ist mir mit der in der bezeichneten Weise angewandten Loewit'schen Methode gelungen eine so grosse Zahl von Nervenendigungen darzustellen, dass in dieser Zahl wohl alle in den untersuchten Muskeln vorhandenen Endigungsweisen enthalten sein dürften.

Zum Gegenstande der Untersuchung habe ich die Kehlkopfmuskeln gewählt und zwar insbesondere den m. thyreo arytaenoideus internus und m. transversus — Verengerer der Stimm-

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21.

ritze — sowie den Erweiterer der Stimmritze, den m. crico arytaenoideus posticus.

Ich bin mir wohl bewusst, dass die erhaltenen Goldbilder von den entsprechenden im lebenden Körper funktionirenden Gebilden in gewissen Aeusserlichkeiten abweichen dürften; es mögen durch postmortale Veränderungen und durch die wenn auch noch so vorsichtig ausgeübte Behandlung in Folge von Niederschlägen und Säure-Einwirkung die Kerne z. Th. geschrumpft, das Nervenmark gequollen sein, aber alle in dem Endorgan vorhandenen Bestandtheile bleiben erhalten, die Verzweigung des Axencylinders, die inneren Anastomosen, das Verhältniss der Nervenscheide zum Sarkolemm, das Lage-Verhältniss der Endigung zum Muskel, alles dies ist nicht alterirt. Man darf sogar mit Bestimmtheit behaupten, dass meist die Lage der einzelnen Theile zu einander ganz dieselbe bleibt. Man sieht dies am besten daraus, dass man Muskelfasern, in denen man gewisse Endigungen vorher festgestellt hat, wieder betrachtet nachdem man sie einem energischen Druck ausgesetzt hat. Man findet dann fast immer die Endigung in allen ihren einzelnen Theilen in keiner Weise verändert und in ihr nicht die geringste auffällige Verschiebung der Theile gegen einander. Wenn sonach in einer grossen Zahl von Untersuchungen gewisse Typen immer widerkehren, so dürfen dieselben mit Recht als getreuer Ausdruck der wirklichen Verhältnisse angesehen werden.

Die am häufigsten in den von mir untersuchten menschlichen Muskeln vorkommende Form der Endapparate ist die „Endplatte". Sie stellt ein mehr oder weniger circumscriptes, rundovales Gebilde dar, welches hypolemnal gelegen ist. Sie zeigt in ihrem Innern eine Anzahl dunkler Kerne, welche Kühne Endknospen nennt [1]), an welchen die Verzweigungen des Axencylinders haften und zwischen denen eine feinkörnige granulöse Substanz — die sogen. Plattensohle — angehäuft ist. Die granulöse Substanz zeigt sich entweder in kleinen Mengen zwischen den Verzweigungen des Axialbaums verstreut oder sie sammelt sich in einem von den Verzweigungen des Axencylinders nicht durchzogenen Theile der Platte zu kleineren oder grösseren Häufchen an. (Fig. 1—7). Sie ist in manchen Endapparaten nur sehr wenig in anderen stärker angehäuft. Es scheint nach

[1]) Zeitschr. f. Biologie 1887.

meinen Präparaten eine gewisse Verhältnissmässigkeit vorhanden zu sein zwischen der Dichtigkeit der granulösen Substanz und der Reichhaltigkeit der im Endapparate befindlichen Anastomosen. Ich komme weiter unten hierauf zurück.

Die Formen der finalen Verzweigungen des Axencylinders in der Platte sind sehr vielgestaltig. In einem Theile derselben sieht man feine, nach allen Richtungen hinstrebende Axialfasern, in anderen dickere, in noch anderen gelappte Formen; wieder andere zeigen die Gestalt von dicken Geästen, in anderen sieht man in sich selbst zurückrankende Verschlingungen (s. Fig. 7, 1, 2, 3, 5, 8, 9, 10, 11, 13).

Die von Kühne sogenannte innere Anastomose in den Platten wie in den Endapparaten überhaupt ist bisweilen stark ausgesprochen, oft aber eine mangelhafte. — Man sieht auch Endplatten, in welchen ausser den durch Fasern miteinander verbundenen Endkernen auch noch eine Anzahl Kerne in einer Reihe unverbunden nebeneinander stehen (Fig. 5).

Da, wo im Innern der Platte dickere oder gelappte Verzweigungsformen vorkommen, ist die Anhäufung der granulösen Substanz spärlicher (Fig. 2, 9 bei b).

Eine besondere Form, in welcher sich die Endplatte präsentirt, ist die des Hügels. Bei einem Endhügel sieht man, wie um die Endigung herum die Muskelfasern halbkreisförmig verlaufen, und wenn eine derartige Endigung in Profil-Ansicht am Rande einer Muskelfaser erscheint, so sieht man wie das Sarkolemm sich in die durch den Hügel gesetzte Vertiefung der Muskelsubstanz zu beiden Seiten hineinschiebt (Fig. 14).

Der Häufigkeit nach an zweiter Stelle kommt in menschlichen Muskeln eine Endigungsform vor, welche von Bremer, der sie bei Eidechsenmuskeln häufig gesehen[1]), sehr passend mit dem Namen Enddolde belegt worden ist. Sie stellt ein ovales, hypolemnal gelegenes Gebilde dar, in welchem die Fasern des sich verzweigenden Axencylinders an Endknospen herantreten, welche im Allgemeinen zarter sind als die Endknospen in der Endplatte. Auch sieht man Anastomosen der sich verästelnden Fasern unter einander. Hier ebenso wie bei der Endplatte geht die Henle'sche Scheide des eintretenden Nerven in das Sarkolemm über (Fig. 8, 15, 16, 17).

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21.

Die granulöse Substanz innerhalb der Dolde ist meist spärlicher als in der Endplatte, ohne jedoch gänzlich zu fehlen. Die Enddolde characterisirt sich auch dadurch, dass — wie wir dies später eingehender betrachten werden — in sie meist marklose Nerven eintreten und zwar entweder letztere allein oder in Verbindung mit markhaltigen.

Es kommen auch Uebergänge zwischen Endplatte und Dolde vor wie dies z. B. aus Fig. 10 ersichtlich ist.

Die Grösse der Endplatten wie der Dolden schwankt zwischen sehr weiten Grenzen. Die kleinste der von mir gesehenen mass in der Längen-Ausdehnung 0,05 mm, die grösste 0,3 mm.

Ausser den beiden vorstehend geschilderten Nervenendigungen finden sich solche, welche man wohl als netzförmige bezeichne darf. Der eintretende Nerv bildet durch vielfache Anastomosen ein in sich geschlossenes Netz, innerhalb dessen an feineren Fasern meist einfache Endapparate sitzen, welche sich als Schlingen, Schleifen oder Endknospen präsentiren (Fig. 12).

Es kommen viertens Endapparate einfachster Art vor wie solche u. A. auch bei den Amphibien angetroffen werden. Zwar habe ich nicht jene ganz primitive Form gesehen, die darin besteht, dass der Axencylinder der Muskelfibrille entlang sich ausbreitet und in gewissen Zwischenräumen von kleinen Knöpfchen unterbrochen, in einem ebensolchen Knöpfchen endigt oder ohne irgend ein markantes Endzeichen sich im Muskel verliert, wohl aber kommen in menschlichen Muskeln solche Endigungen vor, bei denen der Axencylinder einige kurze winklige oder schleifenförmige Windungen bildet, wie sie Kühne von Rana esculenta abgebildet hat (Fig. 18, 19, 20).

Auch begegnet man den büschelförmigen Endigungen wie sie beim Frosch nicht selten sind. (Fig. 21). Auch solche Endigungen einfacher Art kommen vor, bei denen der Axencylinder in ein kleines Häuflein knospiger Anschwellungen übergeht; in diese Kategorie gehören auch jene Bildungen, auf welche wohl die Bezeichnung „Gestänge“ passen dürfte (Fig. 22).

Alle diese eben genannten einfachsten Formen stehen an Häufigkeit ihres Vorkommens weit hinter den beiden erstgenannten zurück.

Endlich muss ich als fünfter Form der in menschlichen Muskeln beobachteten Endapparate noch einer Bildung Erwähnung thun, welche ich nirgends beschrieben gefunden habe. Wenngleich ich dieselben nur in geringer Anzahl beobachtet — in 6 Präparaten unter 500 — so herrscht in diesen Gebilden doch eine solche Gleichartigkeit in Aussehen und Bau, dass eine Zufälligkeit, ein Kunstprodukt oder dergl. ausgeschlossen ist. Ich habe dieselben hauptsächlich dort gesehen, wo die Muskelfasern eine blassere Färbung zeigten und es ist wahrscheinlich, dass diese Gebilde häufiger würden gesehen werden, wenn es durch eine sorgfältigere Abstufung der Vergoldung gelänge den Muskelfasern durchweg ein blasseres Colorit zu geben. Ein Blick auf die Fig. 23, 24, 25 zeigt die Eigenart dieser Körperchen besser als eine Beschreibung es vermag. Hervorgehoben sei nur dass diese ovalen Körperchen, an welche eine marklose oder schwach markhaltige Nervenfaser herantritt, im Innern fast nur quergestellte Kerne zeigen und keinerlei Anastomosen aufweisen und dass um die Kerne herum ziemlich reichlich fein granulirte Substanz angehäuft ist. Es erinnert dieses Gebilde, abgesehen von der Hülle, einigermassen an ein Meissner'sches Tastkörperchen: ich wage jedoch nicht zu entscheiden ob dasselbe sensibler Natur sei. Vom Typus irgend einer der von mir gesehenen motorischen Endigungen weicht dasselbe ganz entschieden ab.

Es bestehen wie überall in den Muskeln so auch hier bestimmte Innervations-Gebiete, in denen die Nervenendigungen in gehäufter Zahl angetroffen werden. Man kann sicher annehmen, dass da, wo zwei oder drei Nervenendigungen liegen, in nächster Nähe auch noch eine grössere Zahl derselben sich findet während wiederum auf anderen grösseren Strecken der Muskelfaser keine einzige Endigung anzutreffen ist.

Es kommen auf einer Muskelfaser zwei Endigungen vor, entweder solche, welche mit Nerven zusammenhängen, die aus verschiedenen Richtungen auf die Muskelfaser zustreben oder häufiger solche, welche mit Theilfasern eines Nerven im Zusammenhange stehen (Fig. 26, 27, 6).

Man trifft nicht selten auf Anastomosen mehrerer auf verschiedenen Muskelfasern befindlicher Endigungen. Ich habe drei verschiedene Arten dieser Anastomosen beobachtet. Entweder

vollzieht sich die Verbindung vermittelst einer Nervenfaser, welche den Endapparat verlässt, das Sarkolemm durchbricht und ausserhalb desselben als markhaltige Faser zu Tage tretend in dem Endkerne eines anderen Endapparates sich verliert; oder die Anastomose zeigt sich in der Art, dass ein markhaltiger Nerv (der vielleicht aus der Verschmelzung zweier hervorgegangen ist), an dem einen sowie an dem entgegengesetzten Ende je einen Endapparat bildet. Oder drittens: zwei aus entgegengesetzten Richtungen kommende Endigungen verbinden sich zu einem einzigen Endorgan (Fig. 28, 29, 19, 21).

Was die in dem Endapparate befindliche feine granulöse Substanz — die sog. Plattensohle — anlangt, so bin ich mit Bremer der Meinung dass dieselbe nicht unter dem Endapparat, sondern in derselben Ebene mit den Verzweigungen und Endkernen desselben gelegen ist. Diese Substanz ist daher nicht eine sohlenförmige Unterlage für den Endapparat, sondern ein integrirender Bestandtheil seines Inhaltes. Nach meinen Präparaten besteht, wie oben schon kurz erwähnt, ein gewisses Verhältniss zwischen der granulösen Substanz und den Verzweigungen und Anastomosen des Axialbaumes. Es zeigt sich nämlich, dass da wo reichliche Anastomosen innerhalb der Endigung vorhanden sind, die granulöse Substanz schwächer entwickelt ist und in der Endigung mehr helle Felder zu Tage treten. Wo aber die intraterminalen Anastomosen schwächer sind, da sieht man überall in den Zwischenräumen eine stärkere Anhäufung der granulösen Substanz (s. Fig. 1, 3, 7, 15, sowie Fig. 4, 5, 9 bei a, 10, 20, 30).

Aus dieser Thatsache ist der Schluss zulässig, dass die granulöse Substanz gleich den intraterminalen Nervenverzweigungen das Vermögen der Leitungsfähigkeit besitzt und dass beide — Nervenverzweigungen und Granulosa — sich in dieser Fähigkeit ergänzen resp. vicariirend für einander eintreten. Auch Kühne[1]) hat der granulösen Substanz das Vermögen der Leitungsfähigkeit zusprechen zu müssen geglaubt und zwar ist er zu dieser Ansicht dadurch gelangt, dass er in den Zungenmuskeln der Eidechse Nervenhügel gesehen mit so kleinem, nur auf die Kuppe des Hügels beschränktem Geweih, „dass man deren Sohle nicht nur als continuirlich, sondern als ein dickes,

[1]) a. a. O. Seite 90.

den Durchmesser der zugehörigen schmalen Muskelfaser sogar übertreffendes Polster bezeichnen muss". . . .

Das von mir beobachtete Verhältniss, wie ich es soeben beschrieben, dient meines Erachtens zur Bekräftigung dieser Anschauung.

Wenn ich nunmehr zu den in die Endapparate einziehenden Nerven übergehe, so ist darüber zu sagen, dass dieselben in verschiedener Dicke, je nach der Dicke des Markmantels, angetroffen werden. Es ist nach meinen Präparaten nicht thunlich nach dem Vorgange Bremer's Nerven dreierlei Ordnungen anzunehmen. Vielmehr sind alle Uebergänge von sehr dünnen blassen Fasern, welche man eben gerade noch, bei starker Vergrösserung betrachtet, als ein wenig markhaltig bezeichnen kann, bis zu ganz ausserordentlich dicken markhaltigen Nerven vorhanden. Die völlig marklosen Fasern habe ich nur selten in der Art angetroffen, dass sie als selbständige Nerven während längeren Verlaufes zur Beobachtung kamen. Dieselben erscheinen vielmehr meist als Theilfasern, hervorgegangen aus der Verästelung markhaltiger. Am öftesten sind es die doldenförmigen Gebilde, in welche solche marklose Theilfasern eintreten, jedoch sind dieselben auch — wenngleich seltener — in den Endplatten anzutreffen (Fig. 8, 15, 16, 17, 30).

Wenn Bremer einen principiellen Unterschied constatirt zwischen den von ihm so genannten Nerven erster und zweiter Ordnung und dies damit begründet, dass nach seinen Beobachtungen nur die Nerven „zweiter Ordnung", niemals aber die Nerven „erster Ordnung" in marklose Nerven übergehen, so lässt sich dagegen nichts einwenden. Was jedoch meine Beobachtungen an menschlichen Muskeln anlangt, so muss ich auf Grund meiner Präparate feststellen, dass ich einen direkten Uebergang eines markhaltigen Nerven in einen marklosen auf einer längeren Strecke vor seinem Eintritt in den Endapparat nicht gesehen habe. Ich habe kurz vor dem Eintritt in letzteren markhaltige Nerven — auch ganz dicke — ihr Mark verlieren sehen und ausserdem habe ich — was auch Bremer beobachtet hat — nicht selten gesehen, dass innerhalb der Scheide des markhaltigen ein diesem entspringender markloser Nerv eine Strecke in der gemeinsamen Henle'schen Scheide mit jenem verläuft und dann selbständig in die Endigung eingeht.

Indess ist mir eine Umwandlung eines markhaltigen in einen marklosen Nerv im Sinne Bremer's nicht zu Gesichte gekommen. Da also dieses von Bremer hervorgehobene Unterscheidungszeichen fortfällt, so möchte ich mich seiner Entheilung der in die Endigung eintretenden Nerven in drei Ordnungen nicht anschliessen zumal es mir unmöglich wäre anzugeben wo die erste Ordnung aufhörte und die zweite begänne, da eben allerlei Uebergänge vorhanden sind.

Das Verhalten des markhaltigen Nerven vor seinem Eintritt in die Endigung ist verschieden. Nicht selten verliert der Nerv kurz vor seinem Eintritt in die Endigung sein Mark und tritt als marklose Axenfaser ein (Fig. 2, 4). Häufig sieht man den Nerv mit seinem vollen Markmantel bis an die Endigung herantreten, ja sogar bisweilen eine kleine Strecke in dieselbe eindringen und erst innerhalb der Endigung als marklose Faser zu Tage treten (Fig. 5, 10, 1, 3, 14). Jedenfalls geht stets vor dem Eintritt des Nerven in den Endapparat die Henle'sche Scheide desselben an das Sarkolemm und verschmilzt mit diesem wie man dies an vielen Präparaten deutlich beobachten kann (Fig. 4, 8, 15, 31, 32).

Die in die Endigung eintretenden Nerven sowie ihre präterminalen Verzweigungen zeigen sich vielfach mit einer grösseren Anzahl grob granulirter Kerne besetzt. Es sind das, wie Ranvier[1]) zuerst bemerkt hat, die Kerne der Henle'schen Scheide (Fig. 15, 8, 27, 30). Ausser diesen Scheidenkernen finden sich im Endapparat bisweilen grosse blasse, fein granulirte Kerne, welche Ranvier als Grundkerne bezeichnet (Fig. 8 bei a 13–21). Während die Scheidenkerne sehr häufig sind habe ich Grundkerne nur selten angetroffen. Es muss jedoch bemerkt werden, dass letztere wegen ihrer grossen Blässe zuweilen nicht so deutlich hervortreten und im Präparat leicht übersehen werden können.

Nicht selten begegnet man Nervenendigungen, in welche ein markhaltiger und ein markloser Nerv entweder nahe bei einander oder in entgegengesetzte Ecken desselben Endorgans eintreten. Hierbei habe ich es jedoch nie anders gesehen, als dass der marklose Nerv aus dem markhaltigen entsprang, wobei er bisweilen mit diesem eine grössere oder geringere Strecke in dessen Henle'scher Scheide verlief (Fig. 15, 17, 8). Der

1) Leçons sur l'histologie du système nerveux Paris 1878.

gemeinsame Eintritt eines markhaltigen und marklosen Nerven wird besonders häufig bei den doldenförmigen Endigungen angetroffen, kommt aber auch bei den Endplatten vor (s. Fig. 30), während der alleinige Eintritt zweier markhaltiger Nerven niemals bei Enddolden sondern nur bei Endplatten — und auch hier sehr selten — gesehen wird. — Es kommen auch Enddolden vor, in welche nur eine marklose Faser eintritt (s. Fig. 33).

Die markhaltigen Nerven gehen sehr oft vielfache Theilungen ein und zwar so, dass jeder Theilast zu einer Nervenendigung führt. So habe ich 3, 4 bis zu 7 Theilungen des Nerven mit ebenso vielen, in den benachbarten Muskelfasern gelegenen Endigungen gesehen (Fig. 6, 34).

Bezüglich dieser Nervenverzweigungen herrschen bei verschiedenen der von mir untersuchten Muskeln deutliche Unterschiede. Ein besonderer Verzweigungsreichthum mit entsprechenden zahlreichen Nervenendigungen findet sich im m. thyreo arytaen. internus, während dieselben im m. crico arytaen. posticus viel spärlicher und weniger ausgiebig angetroffen werden. Bei letzterem Muskel verhält es sich meist so, dass ein Nerv in gewissen Abständen kürzere Fasern aussendet, welche ihrerseits in Nervenendigungen eingehen (s. Fig. 35), beim m. internus dagegen sind es über grössere Strecken verlaufende zahlreiche Nervenzweige, die zu den Endigungen führen. Es entspricht dieses Verhalten der auch makroskopisch feststellbaren Thatsache, dass der m. posticus im Ganzen ärmer an Nerven ist und auch dünnere Nervenzweige aufweist als andere Kehlkopfmuskeln, insbesondere als der m. internus und transversus.

Der wichtigen Frage, ob eine direkte Fortsetzung der Axialverzweigung der Endplatte in die isotrope Substanz der Muskelfaser besteht, habe ich meine Aufmerksamkeit zugewendet. Diese Frage, welche wohl den wesentlichsten Punkt bezüglich des Verständnisses des Innervations-Vorganges enthält, haben vor langer Zeit Engelmann[1]) und Foettinger[2]) eingehend untersucht. Der erstgenannte Forscher hat an den Nervenhügeln verschiedener Käfermuskeln die besonders innige Verbindung der Zwischenscheibe mit der Sohlensubstanz des Hügels hervorgehoben, woraus er auf eine innige Beziehung des Nerven

[1]) Pflüger's Archiv. Bd. VII 1873 und Bd. XI 1875.
[2]) Archiv de Biologie 1880 I.

zur Zwischensubstanz geschlossen hat. Im Verfolg dieser Betrachtung hat Foettinger auf Grund seiner Untersuchung die Behauptung aufgestellt, dass sich der Axencylinder im Endapparat in vielfache Fasern theilt, welche sich in die Muskelzwischensubstanz fortsetzen und dieselben innerviren. Etwas Aehnliches hat Kühne[1]) beobachtet, indem er die Granulosa der Endplatte, welcher er das Vermögen der Leitungsfähigkeit zuschreibt, sich direkt in das Sarkoplasma des Muskels hat fortsetzen sehen. Bremer[2]) nimmt zwar eine continuirliche Verbindung zwischen hypolemnalen Axencylindern und der Muskelzwischensubstanz an, lässt es jedoch ungewiss, ob diese Verbindung nervöser Natur sei. Ich habe wiederholt Nervenfortsätze gesehen, welche die Endplatte verlassen und in die Muskelzwischensubstanz hineinziehen. Die Kriterien dafür, dass es sich um einen wirklich nervösen Fortsatz handelt, finde ich darin, dass die betreffende Nervenfaser mit einem Endkerne in der Endigung zusammenhängt und gleichwie die Endkerne und die axialen Verästelungen schwarz gefärbt ist. Fig. 5 und 36 zeigen derartige von Endkernen ausgehende, tief schwarz gefärbte Nervenfortsätze, welche den Endapparat verlassend, eine Strecke in der Muskelzwischensubstanz verlaufen.

Was die Frage anlangt, ob die Nervenendapparate innerhalb oder ausserhalb des Sarkolemms gelegen seien, so muss ich mich auf Grund meiner Präparate unbedingt auf die Seite derjenigen stellen, welche das erstere annehmen. Ich habe mich bemüht, an Längs- und Querschnitten vergoldeter Muskeln diese Frage zu studiren. Wenngleich schon die Längsschnitte die hypolemnale Lage der Nervenendigung überzeugend darthun, so thun dies in noch höherem Masse die Querschnitte. An ersteren sieht man deutlich das Sarkolemm nach aussen die Nervenendigung überziehen. Da wo eine Endigung den Muskelrand hügelförmig aufwirft, sieht man, wie das Sarkolemm um die seitlichen Ecken des Hügels sich herumschiebt und das Gebilde von aussen umgiebt (s. Fig. 37). An Querschnitten habe ich wiederholt Präparate angetroffen, bei denen die Nervenendigung ganz und gar innerhalb des sie umgebenden Sarkolemms sichtbar ist (s. Fig. 38). Gegenüber diesen Beweisen

[1]) a. a. O.
[2]) a. a. O. S. 191.

scheint mir ein Zweifel an der hypolemnalen Lage der Nervenendigung unzulässig.

Fassen wir die vorstehenden Resultate der Untersuchung zusammen, so ergiebt sich, dass die Nervenendapparate in menschlichen Muskeln im Wesentlichen in denselben Formen angetroffen werden, wie sie von Kühne, Krause, Bremer u. A. bei den Amphibien und Reptilien beschrieben sind. Eine besondere Aehnlichkeit zeigt sich vielfach mit den Nervenendigungen in den Muskeln der Eidechse wie sie insbesondere von Bremer dargestellt sind. Auch die einfacheren Endigungen in den Froschmuskeln finden sich, wenn auch weniger häufig, in menschlichen Muskeln wieder. Die verschiedene Dicke der zuführenden markhaltigen Nerven, das Vorkommen von marklosen, in die Endigung eintretenden Fasern, der Eintritt eines markhaltigen und marklosen Nerven zugleich in einen Endapparat, das Vorhandensein von Scheidenkernen, Grundkernen und Endkernen oder Geästkernen (Ranvier), die intraterminalen Verzweigungen und Anastomosen des Axencylinders, die fein granulirte Substanz in dem Endorgan, ihre Lage in der Ebene der Endigung, nicht unterhalb derselben, alles dies konnte durch die Untersuchung auch für menschliche Muskeln bestätigt werden. Auch liess sich in einer Anzahl von Präparaten die Fortsetzung von Nervenfasern aus der Endplatte in die Muskelzwischensubstanz nachweisen. Ferner kommen Anastomosen von Endapparaten unter einander vor, sowie Theilungen des eintretenden markhaltigen Nerven in zahlreiche Aeste mit ebenso vielen, an letzteren sitzenden, über verschiedene Muskelfasern verbreiteten Endigungen. Auch ist das Vorhandensein zweier Nervenendigungen auf derselben Muskelfaser nachgewiesen. Ferner erweisen die Präparate den Uebergang der Henle'schen Scheide in das Sarkolemm, sowie den hypolemmalen Sitz des Nervenendapparates. Hierzu kommt, dass in den Endigungen ein bestimmtes Verhältniss sichtbar ist zwischen der Vollkommenheit der intraterminalen Anastomosen und der Reichhaltigkeit der in der Endigung angehäuften fein granulirten Substanz und zwar in dem Sinne, dass, wo erstere mangelhaft vorhanden, letztere stärker vertreten ist und umgekehrt. Diese Erscheinung zwingt beinahe zu dem Schluss, dass ebenso wie die anastomosirenden Fasern innerhalb des Endorgans auch die Granulosa erregungs-

leitende Substanz ist und Eines für das Andere vicariirend eintritt. Endlich möchte ich noch auf die von mir beschriebenen eigenartigen ovalen Gebilde hinweisen, welche einem sensiblen Endorgane ähnlich sehen, jedenfalls aber nichts von dem Typus irgend eines der beobachteten motorischen Endorgane an sich haben.

Wenn es erlaubt ist aus den anatomischen Befunden sich eine Vorstellung von der funktionellen Stellung zu bilden, welche der Endapparat im Rahmen des Innervations-Vorganges einnimmt, so dürfte man den Endapparat wohl als eine Sammelstelle von Erregungen auffassen, welche von ihm aus auf die Muskelsubstanz übertragen werden.

Die ihm durch den Nerv zugeführten Impulse lösen sich durch Theilung und Verzweigung des Axencylinders in eine grössere Zahl gleichartiger auf und gelangen so in vielfach vermehrter Zahl zu der contractilen Substanz. Die Leitung innerhalb des Endorgans geschieht sowohl durch die vielfach miteinander anastomosirenden Fasern wie auch durch die eingelagerte fein granulöse Substanz; die Fasern setzen sich in die Muskelzwischensubstanz fort und bringen die anisotrope Substanz zur Contraction, von welch' letzterer (der anisotropen Substanz) Engelmann nachgewiesen hat, dass sie allein es ist, welche sich bei der Muskel-Contraction verkürzt. Es wäre somit der Endapparat ein Schaltorgan, gleichsam eine Ganglienzelle, welche die ihr zugeführten Erregungen ausserordentlich vervielfältigt und abgestuft auf grössere Räume der contractilen Substanz ausstreut und so das Princip der Vermehrung und Ausbreitung der Wirkung durch Theilung ausführt.

Welche physiologische Bedeutung jenen oben bezeichneten ovalen Gebilden inne wohnen und welchen Sinn für den Innervations-Vorgang es habe, dass in ein und dasselbe Endorgan zugleich ein markhaltiger und markloser Nerv eintritt, ob diese Einrichtung bewirke, dass in dem Endorgane neben der Leitung motorischer Reize auch eine sensible Bahn für das sogenannte Muskelgefühl enthalten sei, alles das müssen weitere Untersuchungen lehren. Der nächste Schritt zu einer diesbezüglichen Aufklärung müsste bestehen in einer Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln und dem Studium der daraus etwa sich ergebenden sekundären Degeneration der genannten Gebilde.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—III.[1])

Wo nichts Besonderes angegeben ist sind die Zeichnungen mit Leitz Oel-Immersion 1/12 Ocul. I ausgeführt.

Fig. 1. Endplatte. Der Nerv tritt als markhaltiger in die Endigung ein und wird innerhalb derselben marklos. Innere Anastomose mangelhaft, stärkere Ansammlung der Granulosa. — Aus dem m. transversus laryngis.

Fig. 2. Endplatte. Der Nerv verliert kurz vor dem Eintritt in die Endigung sein Mark; z. Theil lappige Verzweigungen, wenig Granulosa. — Aus dem m. thyreo-arytaen. internus.

Fig. 3. Endplatte. Der Nerv tritt mit vollem Markmantel bis an die Endigung und wird innerhalb derselben marklos; in der Platte nach verschiedenen Richtungen hinstrebende Axialfasern. — m. transversus.
Zeiss Obj. D. D. Oc. 4.

Fig. 4. Endplatte. Der Nerv verliert kurz vor dem Eintritt in die Endigung sein Mark; innere Anastomose gering, granulosa reichlich. — m. transversus.
Hartnack Obj. 7. Oc. 3.

Fig. 5. Endplatte. Fortsatz in die Muskelzwischensubstanz. Der markhaltige Nerv dringt in die Endigung ein und verdünnt sich erst innerhalb derselben; innere Anastomose lückenhaft, reichliche Ansammlung granulöser Substanz um die Endkerne herum. — m. internus.

Fig. 6. Dreigetheilter Nerv mit 3 Endplatten auf verschiedenen Muskelfasern. — m. internus.
Zeiss Obj. D. D. Oc. II.

Fig. 7. Endplatte; reichliche innere Anastomose, wenig Granulosa. — m. internus.

Fig. 8. Enddolde. Eintritt eines markhaltigen und zweier markloser Fasern. Scheidenkerne bei b, Grundkerne bei a. Uebergang der Henle'schen Scheide in's Sarkolemm. — m. transversus.

Fig. 9. Auf derselben Muskelfaser zwei Endplatten, in welche Theiläste eines markhaltigen Nerven eingehen; bei a reichlich Granulosa, innere Anastomose in dieser Platte mangelhaft. — m. internus.

Fig. 10. Uebergangsform zwischen Endplatte und Enddolde. Der zuführende markhaltige Nerv tritt in unverminderter Stärke in die Endigung ein. Innere Anastomose gering, Granulosa reichlich angehäuft. — m. internus.

Fig. 11. Endigungsform mit lappiger Ausbreitung des Axencylinders. — m. internus.

Fig. 12. Netzförmige Anastomose um die Endigung herum. — m. internus.

[1]) Die Abbildungen sind meistentheils von Herrn Uwira's Hand gefertigt, nur die Figg. 3, 4, 6, 18, 27, 32, 33 sind von Frl. Seeliger gezeichnet.

Fig. 13. Vielfache Verschlingungen des Axencylinders; Scheidenkerne, Grundkerne (bei a). — m. internus.

Fig. 14. Hügelförmige Endplatte. — m. internus.

Fig. 15. Enddolde. Eintritt von marklosen Theilfasern neben markhaltigen; Uebergang der Henle'schen Scheide an das Sarkolemm. Scheidenkerne bei a. — m. transversus.

Fig. 16. Zwei Enddolden; in die obere tritt ein markhaltiger und ein markloser Nerv ein. — m. internus.

Fig. 17. In dieselbe Enddolde tritt an weit voneinander gelegenen Stellen ein markhaltiger und ein markloser Nerv ein, letzterer verläuft eine Strecke in der Henle'schen Scheide des ersteren; z. Theil zartere Endknospen in der Endigung. Scheidenkerne. — m. internus.

Fig. 18. Kleine einfache Dolde; der Nerv verliert kurz vor seinem Eintritt in die Endigung das Mark. Uebergang der Henle'schen Scheide in's Sarkolemm. Scheidenkerne. m. internus.
Zeiss Obj. D. D. Oc. II.

Fig. 19. Anastomose zweier Endapparate. Ganz einfache Endigungsformen. — m. internus.

Fig. 20. Einfache Endigung. Schwache innere Anastomose, reichliche Granulosa. — m. internus.

Fig. 21. Büschelförmige Endigung; dieselbe ist durch Verschmelzung zweier Endigungen entstanden. Grundkern bei a. — m. internus.

Fig. 22. Endigung, welche die Form eines Gestänges aufweist. — m. internus.

Fig. 23—25. Drei Gebilde, welche von der Form der motorischen Endigungen abweichen und sensiblen Endapparaten ähnlich sehen; die Innen-Kerne sind meist quer gestellt, innere Anastomosen fehlen, reichliche Ansammlung von Granulosa. — Aus den mm. internus und transversus.

Fig. 26. Auf einer Muskelfaser zwei Endigungen und zwar hängen dieselben nicht mit Theilfasern eines Nerven zusammen, sondern erscheinen jede für sich. — m. internus.

Fig. 27. Auf einer Muskelfaser zwei Endplatten mit Theilfasern eines Nerven zusammenhängend. Scheidenkerne. — m. internus.

Fig. 28. Anastomosen zweier, auf verschiedenen Muskelfasern gelegener Endigungen. Der Axencylinder durchbricht das Sarkolemm, wird ausserhalb desselben wieder zu einem markhaltigen Nerven, der seinerseits nach Verlust des Markes in eine entfernt gelegene Muskelfaser eingehend daselbst eine Endigung bildet. — m. internus.

Fig. 29. Anastomose mehrerer, in verschiedenen Muskelfasern gelegener Endigungen. — m. internus.

Fig. 30. In dieselbe Endplatte tritt ein markhaltiger und ein markloser Nerv; letzterer ist aus ersterem hervorgegangen. Scheidenkerne. Innere Anastomose gering, Granulosa reichlich. — m. internus.

Fig. 31. Nervenendigung im Profil; Uebergang der Henle'schen Scheide in's Sarkolemm. — m. transversus.

Fig. 32. Ganz einfache Endigungsform. Der Nerv sendet vor seinem Eintritt in die Endigung zwei seitliche Zweige, bei denen der Uebergang der Henle'schen Scheide in das Sarkolemm sichtbar ist. — m. transversus.
Hartnack Obj. 7. Oc. 3.

Fig. 33. Eine über eine lange Muskelstrecke verlaufende marklose Faser geht zweigetheilt in eine Enddolde über. — m. crico arytaen. posticus.
Hartnack Obj. 6, Oc. 3.

Fig. 34. Ein Nerv theilt sich in sieben, über weite Muskelstrecken sich verzweigende Aeste, deren jeder in eine Nervenendigung eingeht. — m. internus.
Leitz Obj. 6, Oc. 1.

Fig. 35. Ein über viele Muskelfasern verlaufender markhaltiger Nerv entsendet in gewissen Abständen eine Anzahl Zweige auf verschiedene Muskelfasern, deren jeder in einen Endapparat eingeht. — m. crico-aryt. posticus.

Fig. 36. Eine Endplatte von der Fläche gesehen; aus ihr gehen einige schwarze Fasern in die Muskelzwischensubstanz, die eine dieser Fasern geht von einem Endkern der Platte aus. — m. internus.

Fig. 37. Längsschnitt aus einem vergoldeten Muskel, am Rande eine Endigung, über welche sich das Sarkolemm hinüberschiebt. — m. cric. aryt. posticus.

Fig. 38. Muskel-Querschnitt; bei a sieht man die Endigung innerhalb der Peripherie des Querschnitts gelagert. — m. cric. aryt. posticus.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B.

Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies.

Von

Dr. med. **Max Moszkowski.**

Hierzu 4 Textfiguren und 6 Schemata.

In dem nun schon seit ein und einem halben Decennium währenden Streite über den Einfluss der Schwerkraft auf die organische Gestaltung des sich entwickelnden Eies werden die beiden Extreme von Wilhelm Roux und Oskar Schultze vertreten. Nach O. Schultze ist die eine, das Ei in der Richtung seiner Axe treffende Wirkung der Schwerkraft zur Erzielung normaler Embryonen absolut nothwendig. Roux dagegen spricht der Schwerkraft (ebenso wie jeder anderen äusseren „Kraft") jeden gestaltenden Einfluss auf die Entwicklung des Froscheies ab und fasst leztere als Produkt vollkommenster Selbstdifferenzirung des Eies auf. O. Hertwig und G. Born vindiciren der Schwerkraft den Einfluss, dass sie auf den symmetrischen Aufbau der bilateral-symmetrischen Organismen (event. auch der radiär-symmetrischen) richtend und regulirend einwirkt.

Ich glaube die Richtigkeit dieser letzten Ansicht auf Grund einer kritischen Besprechung der einschlägigen Literatur, sowie an der Hand einiger eignen, neuen Befunde beweisen zu können. Sowohl alle Experimente der verschiedenen Autoren, als auch die direkte Beobachtung des normalen Geschehens bestätigen eklatant den bestimmenden Einfluss der Schwerkraft auf den symmetrischen Aufbau des Froscheies.

Das Batrachier-Ei zeichnet sich bekanntlich dadurch aus, dass die eine Hälfte dunkel, die andere, in der Regel etwas kleinere, Hälfte heller ist. Die Verbindungslinie von der Mitte des weissen zur Mitte des schwarzen Feldes nannte schon Karl E. von Baer die Eiaxe. Die dunkel pigmentirte Hälfte nannte derselbe Forscher die animale, die andere, mit Nahrungs-

dotter überladene, die vegetative. Demgemäss nennt man den schwarzen Pol den animalen, den weissen den vegetativen.

Kapitel I: Das befruchtete Ei.

Um Wiederholungen zu vermeiden, scheint es mir zweckmässig, zuerst die Wirkung der Schwerkraft auf das befruchtete Ei (bis zum Eintritt der ersten Furche) zu besprechen und mich erst später mit dem unbefruchteten Ei zu beschäftigen.

Wirft man befruchtete Batrachiereier in's Wasser, so drehen sie sich nach einer halben bis dreiviertel Stunde so, dass ihr heller Pol nach unten, ihr dunkler nach oben sieht. Aus dieser Gleichgewichtslage gebracht kehren sie sofort (d. i. nach 5—10″) in dieselbe zurück. Es folgt daraus, dass das Material der weissen Hemisphäre specifisch schwerer ist, als das der schwarzen. Die Rückkehr in die Gleichgewichtslage geschieht durch Rotation in den Hüllen (Schultze 55). Das Ei erhält in den Tuben drei Gallerthüllen, von denen die innerste mit der Dotterhaut so innig verwächst, dass eine Trennung der beiden unmöglich wird. Ins Wasser gebracht quellen die Gallerthüllen und dehnen sich beträchtlich aus. Die Dotterhaut folgt ihrem Zuge: in den Zwischenraum zwischen Ei und Dotterhaut wird jetzt, kurze Zeit nach der Befruchtung, eine Flüssigkeit ausgeschieden, die Schultze Perivitellin nennt. In dieser Flüssigkeit schwimmt das Ei und kann sich so seiner Schwere nach im Raum orientiren. Pflüger erdachte nun eine Methode, vermittels deren er die Ausscheidung des Perivitellins und somit die Drehmöglichkeit der Eier innerhalb der Hüllen verhinderte (33, 34). Er legte die Eier auf den Boden einer Glasschale und gab nur ganz wenig besamtes Wasser hinzu. Die Eier klebten nun am Boden der Schale fest, die Hüllen konnten nicht quellen, das Perivitellin infolgedessen nicht ausgeschieden werden, die Eier konnten sich also nicht drehen, sie befanden sich in Zwangslage. Pflüger fixirte derartig behandelte Eier jetzt so, dass ihre Axen alle möglichen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft bildeten. Trotzdem entwickelten sie sich immer in normaler Weise, mit der einzigen Ausnahme, wenn der weisse Pol ganz genau nach oben sah und sich in dieser Stellung dauernd erhielt.

Die beiden ersten Furchen des Batrachiereies sind bekanntlich Verticalfurchen, die sich unter rechtem Winkel schneiden, die dritte Furche ist eine Latitudinalfurche, die näher dem animalen Pol liegt. Pflüger glaubte nun gefunden zu haben, dass die Richtung der drei ersten Furchen durch die Schwerkraft bestimmt wird, derart, dass die erste, resp. zweite Furche, welchen Winkel auch die Axe mit der Schwerkraft bildete, immer durch einen vertikalen Meridian gehen, die dritte immer dem jeweils oberen Pol genähert sein müsste. Drehte er das Ei eine Viertelstunde vor Eintritt der zweiten Furche, so geschah dieselbe in einem Meridian, der vorher vertikal gestanden hatte, drehte er es aber schon eine Stunde nach der Befruchtung, so geschah die Furchung so, wie sie der letzten Lage des Eies entsprach. Dieselbe Erfahrung machte er mit der dritten Furche; dem entsprechend wurde nicht die schwarze Hälfte in kleinere Zellen zerlegt, wie die weisse, sondern die obere, gleichgültig, ob sie schwarz oder weiss war. Da Pflüger nun irrthümlicher Weise annahm, dass die in ihrer Drehung behinderten Eier sich auch in ihrer inneren Struktur nicht veränderten, und dass die Lage der beiden Dotterarten zu einander stets dieselbe bliebe, so unterschied er die ursprünglich primäre Eiaxe mit zugehörigen Meridian- und Latitudinalkreisen von der sekundären, durch die Ebene der ersten Furchung geschaffenen, und der tertiären, welche der jeweiligen Lage des Eies entsprach. Er fand nun, dass der Ruskonische After immer dicht unterhalb des tertiären Aequators erschien und von demjenigen „vertikalen Meridian gehälftet wurde, welcher die primäre Eiaxe enthielt". Nie sah er den Urmund auf der oberen Hemisphäre erscheinen, nie ihn über dieselbe wandern.[1]) Demgemäss kommt er zu dem Schluss:

[1]) Während man früher allgemein annahm, dass die Embryonalanlage auf der oberen Hemisphäre gebildet würde, weil die Medullarrinne bei der normalen Entwicklung immer „oben" lag, glaubte Pflüger, dass gerade das Umgekehrte der Fall wäre. Nach seiner Beschreibung soll der Urmund nach seiner Entstehung um ca. 180° über die weisse Hemisphäre wandern: „Sie (scil. die Oeffnung Rusconis) streicht durch die weisse Hemisphäre, wie ein Schiff durch die Wellen, vor ihr weichen die Zellen zur Seite, hinter ihr drängen sie sich heran" (34, pag. 37). Ist diese Wanderung vollzogen so rotirt das ganze Ei, um seine horizontale Axe, auf demselben Meridian, aber in umgekehrter Richtung, wiederum um 180° zurück. Dadurch wird die ursprünglich untere Hemisphäre natürlich zur oberen. Da nun die

„Die Schwerkraft beeinflusst continuirlich die Organisation, so dass die schliessliche Richtung der Zelltheilung resultirt aus der Summe der Wirkungen, die die Schwerkraft in einer Reihe von Stunden auf den Zellinhalt ausgeübt hat“ (34, pag. 217). Aus seinen Befunden über die Lage und Entstehung des Urmunds leitet er folgende Schlüsse ab: „Die gesammte Eisubstanz ist meridal (meridional) polarisirt“. Das heisst auf jedem primären Meridian eines Eies liegen in der Richtung vom schwarzen zum weissen Pol angeordnete Molekülreihen. Denkt man sich nun jeden dieser primären Meridiane durch die Eiaxe in zwei Hälften getheilt, sodass jede Hälfte halb der schwarzen, halb der weissen Hemisphäre angehört, so sind beide Hälften gleichwerthig. Die Schwerkraft allein entscheidet, welcher von diesen unzähligen primären Meridianen der herrschende wird. Es ist derjenige, welcher allein im Ei vertikal liegt. Welche von den beiden Molekülreihen des ausgewählten Meridians die bevorzugten sind, entscheidet abermals die Schwerkraft, „denn

Stelle des Urmundschlusses der Stelle des Schwanzes beim Embryo entspricht, und der Embryo nach der Rotation um 180° oben liegt, so entspräche die Stelle der ersten Urmundanlage dem Kopfe des Embryo. Als direkten Beweis für diese Annahme, dass der Embryo auf der unteren Hemisphäre gebildet würde, führt er die Thatsache an, dass bei Zwangslageneiern, wo also eine Totalrotation des Eies nicht erfolgen kann, der Embryo auch unten, also auf dem Rücken, statt auf dem Bauche liegt. Ist dieser Befund schon an und für sich nicht ganz richtig, so sind die Schlüsse, welche Pflüger daraus zieht, durchaus falsch. Er liess völlig ausser Acht, dass eine Wanderung des Urmunds doch nur den Sinn haben könne, dass die weisse Hemisphäre von der schwarzen — ganz gleich in welcher Weise — überwachsen wird. Er glaubte also noch nach beendeter Gastrulation von einer weissen Hemisphäre und einer deutlich erkennbaren Grenzlinie zwischen weisser und schwarzer Hälfte sprechen zu dürfen. Infolgedessen hält er das Centralnervensystem (mit einem geringen Vorbehalt für das Gehirn) für ein Derivat der weissen Hemisphäre. Das Pigment, meint er, wandere erst später hinüber. Infolge von Störungen dieser nachträglichen Pigmentwanderung will er gesehen haben, dass die Anlage des Medullarrohres überhaupt weiss blieb (pag. 46). Wenn nun Roux auch im vierten Beitrag (41, pag. 347, Ges. Abh.), in einer Anmerkung, diese Deutung Pflügers als unrichtig bezeichnet, so hat sich doch nach und nach in der Literatur die Ansicht eingeschlichen, als ob die Pflüger'sche Ansicht über Bildung des Medullarrohres mit der von Roux identisch wäre. Ich möchte deshalb noch einmal ausdrücklich auf den fundamentalen Unterschied zwischen beiden Ansichten hinweisen. Pflüger legt Gewicht darauf, dass die weisse Hemisphäre die Bildungsstätte des Centralnervensystems ist, wie das aus der Er-

die höher gelegene Meridianhälfte enthält die Bildungsstätte des Centralnervensystems" (pag. 63). Es kann sich daher, wenn bei abnormer Richtung der primären Eiaxe überall das dem schwarzen Pol nähere Ende jener Meridiantheile tiefer liegt als das dem weissen Pol nähere, eben wegen der meridialen Polarisation kein Embryo entwickeln. Auf diesen Grund führt er es zurück, dass alle Eier, die den weissen Pol direct nach oben wendeten, abstarben. Diese Spekulationen des Bonner Physiologen beruhen aber alle miteinander auf einer falschen Hypothese und sind daher unrichtig. Pflüger kann zwar durch seine Zwangslage die Drehungsmöglichkeit der Eier in ihren Hüllen verhindern, was er aber nicht hindern kann, und was ihm ganz entgangen zu sein scheint[1]), ist die innere Umlagerung des Zellinhalts der so fixirten Eier. Durch das genaue Studium einer grossen Reihe von Schnittserien hat Born (4, 5) nachgewiesen, dass bei Eiern, die in anormaler Lage

örterung seiner Versuche mit schiefliegender primärer Axe direct hervorgeht (34, pag. 27). Roux dagegen (41, 43 u. a. a. O.) verlegt das Material für die Bildung des Medullarrohres in den, der dunklen Hemisphäre angehörigen Aequator des Eies. Von dort soll es dann durch „bilaterale Epibolie" von beiden Seiten her über die weisse Hemisphäre herübergeschoben werden, um sich hier durch Concrescenz zu vereinigen. Ganz ähnliche Anschauungen vertritt u. A. namentlich O. Hertwig (19, 20, 21). Morgan und Umé Tsuda (30), denen sich Kopsch (26, 27) auf Grund photographischer Aufnahmen anschliesst, lassen den Urmund nicht dicht unterhalb, sondern 25° unterhalb des Aequators entstehen, und seine Wanderung nicht um 180°, sondern nur um 70° ausführen. Da nach den Behauptungen dieser Autoren die Stelle, an welcher der Urmund ensteht, ins Innere des Eies verlagert wird, so ist nach dieser Ansicht von einer Identität dieser Stelle mit dem Kopf des späteren Embryo natürlich keine Rede. O. Schultze (53, 56, 57, 61, 63, 65) endlich beharrt bei der älteren Auffassung, dass das Medullarrohr auf der oberen Hemisphäre entstünde. Die erste Urmundwanderung erkennt dieser Forscher nicht an, sondern glaubt, sie würde durch eine Totalrotation des Eies vorgetäuscht. Da diese Ansicht mit der Behauptung, die dorsale Urmundlippe wäre ein Punctum fixum, steht und fällt, Kopsch die Bewegung derselben aber direct photographirt hat, so scheint mir O. Schultze dadurch endgültig widerlegt zu sein. Ich selbst nehme in Uebereinstimmung mit Kopsch, Eycleshymer u. a. an, dass das Material für den späteren Kopf des Embryos vor der ersten Urmundanlage liegt, und dass Rumpf und Schwanz durch Connascenz der seitlichen Urmundlippen entstehen.

[1]) Wohl infolge des ungünstigen Materials, das er zu seinen Versuchen benutzte; er arbeitete mit den verhältnissmässig wenig pigmentirten Eiern von Bombinator igneus und Rana esculenta.

fixirt sind, eine innere Strömung auftrat, die — kurz gesagt — die Tendenz hat, die ursprüngliche Vertheilung der Massen wieder herzustellen.

Eine halbe bis dreiviertel Stunde nach der Befruchtung sinkt bei in hochgradiger Schieflage fixirten Eiern der weisse Dotter nach der Seite, nach der er überhängt, längs der Eiperipherie ab, der braune Dotter steigt längs desselben Meridians (Strömungsmeridian) auf der entgegengesetzten Seite in die Höhe. Bemerkenswerth ist, dass die periphere Schicht des weissen Dotters nicht mit absinkt. Sie ist offenbar von zäherer Consistenz als der übrige weisse Dotter und bleibt daher als schmale, weisse Schicht an ihrem Platze, der aufsteigende braune Dotter unterlagert diese weisse Platte. Dadurch erhält diese Stelle von aussen ein charakteristisches graues Aussehen. Auf diese Weise stellt sich die normale Anordnung der Dottersubstanzen innerhalb des Eies, das an seiner Rotationsfähigkeit behindert ist, annähernd wieder her. Es ist also natürlich die ursprüngliche primäre Axe jetzt gar nicht mehr zu erkennen. Es hat sich vielmehr eine neue primäre Axe gebildet, die mit der sekundären Pflüger'schen annähernd identisch sein wird. Dieses Abströmen des weissen Dotters findet, da es eine Folge der senkrecht wirkenden Schwerkraft ist, immer auf einem vertikalen Meridian des Eies statt. Dadurch, dass der weisse Dotter nicht ganz absinkt, sondern an der einen Seite des Eies eine periphere Schicht zurücklässt, wird innerhalb des Eies eine Symmetrieebene geschaffen, denn es wird die Eisubstanz nur zu der Ebene symmetrisch angeordnet sein, welche durch die beiden Eipole und die Mitte des grauen Feldes geht. Diese Symmetrieebene entspricht, wie leicht verständlich, der Ebene der Strömungsrichtung. Sie wird also direkt durch die Schwerkraft bestimmt. Born fand nun, dass immer die Medianebene des künftigen Embryos identisch mit dieser Symmetrieebene war. Die Bedeutung dieses Umstandes hat er bereits ganz richtig erfasst: „Ich will nur hervorheben, dass der methodische Werth, der durch die Schwere veränderten Eier vielleicht darin zu suchen ist, dass dieselben eine am normalen Ei nur schwach angedeutete, und darum den Mitteln unserer Untersuchung schwer zugängliche Eigenschaft im höchsten Maasse ausgebildet und darum leicht verfolgbar darbieten, d. i.

die Anordnung des Eimaterials symmetrisch zu nur einer Symmetrieebene, die für die Bestimmung der Axen des Embryos vielleicht von grösster Wichtigkeit ist" (5, pag. 537). Mit diesem Befunde hat Born dargelegt, dass die Pflüger'schen Hypothesen sammt und sonders von einer unrichtigen Prämisse ausgingen, nämlich der Unveränderlichkeit der primären Eiaxe, und daher werthlos sind. Pflüger hat gar nicht die Entwicklung anormal gestellter, sondern die in annähernd normaler Lage befindlichen Eier studirt. Wir brauchen also nicht anzunehmen, dass die Schwerkraft nach einem noch unbekannten Gesetz die Organisation beherrscht. Wir werden vielmehr mit Born, dem sich auch O. Hertwig in jeder Beziehung anschliesst (16, 20, 21), annehmen, dass der Schwerkraft ein direkter Einfluss auf die Zelltheilung nicht zukommt, sondern dieselbe nur von der Kerntheilung beherrscht wird. Freilich darf man nun nicht, wie Roux es thut, das Kind mit dem Bade ausschütten und der Schwerkraft überhaupt jeden Einfluss auf die organische Gestaltung absprechen. Die Schwerkraft übt auf die Lage der Massen zu einander unbestrittener Maassen einen ordnenden Einfluss aus, indem sie die ungleich schweren Substanzen ihrem spezifischen Gewicht nach orientirt. Nun hat aber Hertwig (16, 17, 20, 21) nachgewiesen, dass die Zelltheilung stets senkrecht auf der Kernspindel steht und dass die Lage der letzteren abhängig ist von der Form und Differenzirung des umhüllenden Protoplasmakörpers, in der Weise, dass die Kernspindel sich stets in die Richtung der grössten Protoplasmamenge stellt. Damit ist denn ein indirekter Einfluss der Schwerkraft auf die Stellung der Kernspindel und so auf die Zelltheilung gegeben. Roux freilich will diese Hertwig'sche Regel nicht gelten lassen, oder wenigstens nur für den speziellen Fall, des „normalen Geschehens". Nach Roux wird die Richtung der ersten Furche, und damit aller übrigen, und der Medianebene durch die Copulationsrichtung der beiden Vorkerne bestimmt. Der Nutzen dieser Bestimmung soll der sein, dass durch die Befruchtung die Dottersubstanzen in ganz bestimmt qualifizirter Weise umgeordnet werden, und dass der Furchungskern, der gleichfalls bestimmt qualifizirtes Material enthält, sich so stellt, dass das entsprechende Material in Zellleib und Zellkern nach der Theilung auf derselben Seite liegen. Diese

Stellung des Furchungskernes entspräche nun unter normalen Verhältnissen der Hertwig'schen Regel (45, pag. 425), nicht aber unter anormalen. Hier würde durch die von Born aufgefundene Strömung die unter normalen Verhältnissen durch die Befruchtung hervorgerufene Materialscheidung bedingt, und demgemäss muss dann der Furchungskern sich so drehen, dass gleich qualifizirtes Material in Zellleib und Zellkern identisch liegen (39, 41). Hier also überwiegt die Wirkung der Schwerkraft gegen die Wirkung der Befruchtungsrichtung. Ist indess die Neigung der Eiaxe nur eine geringe, so behält die Copulationsrichtung das Uebergewicht und das Dottermaterial „wird alsdann so umgearbeitet", (natürlich durch Selbstdifferenzirung) „dass es symmetrisch zur ersten durch die Copulationsrichtung normirten Furche steht" (41, pag. 415, Ges. Abh.).

Welch eine Fülle von complicirten, in ihrem Wesen durchaus rätselhaften und unerklärbaren Vorgängen werden hier dem einfachen von Hertwig formulirten Princip entgegengestellt! Ein vermittelnder Standpunkt zwischen diesen beiden Ansichten, wie ihn O. Schultze (60) einzunehmen versucht, ist unmöglich. Hat Hertwig Recht, dann schweben alle die Roux'schen Hypothesen über die causale Bedeutung der drei ersten Furchen, über Selbstdifferenzirung, Mosaikarbeit, typische und atypische Entwicklung etc. in der Luft. Wenn nur Form und Differenzirung des umhüllenden Protoplasmakörpers Einfluss auf die Kern- und Zelltheilung haben, dann kann von anderen, „inneren Kräften" keine Rede mehr sein. Hat Roux Recht, dann stellt die Hertwig'sche Regel nur einen speciellen Fall dar, ohne jegliche allgemeine Bedeutung. Mit der Richtigkeit der einen ist also auch der Unwerth der anderen Ansicht bewiesen. Die Roux'schen Ansichten stehen und fallen mit der Hypothese, dass durch die erste Furche die Medianebene des Embryos causal bestimmt wird, d. h. dass von vornherein die eine Blastomere bestimmt qualificirtes Material für die rechte, die andere für die linke Körperhälfte erhalten muss. Nun ist es eine nicht zu leugnende Thatsache, dass beim Froschei allerdings in der Mehrzahl der Fälle die Medianebene des Embryo mit der Ebene der ersten Furche annähernd übereinstimmt, oder, wie das bei Furchung in Zwangslage oft geschieht, senkrecht auf ihr steht, ein Vorgang, den Roux als „Anachronismus" der Furchung (37) deutet,

indem er annimmt, dass hier die zweite Furche zuerst aufgetreten sei.

Die Frage ist nur, ob dieser Zusammenhang causal begründet ist, wie Roux meint, oder ob beide Vorgänge zwar von einander unabhängig aber durch eine gemeinsame Ursache Form des Eies, nach Hertwig (16, 20, 21, 22, u. a. a. O.), bedingt sind. Die Thatsache der Uebereinstimmung der beiden Ebenen beim Froschei wurde zuerst von Newport (32) im Jahre 1854 entdeckt, gerieth aber dann in Vergessenheit, bis sie im Jahre 1883 von Pflüger (33, 34) und Roux (37), unabhängig von einander, wieder aufgefunden wurde. Fast zur selben Zeit konstatirten van Beneden und Julin (3) dasselbe Verhalten für Clavellina Rissoana, einer socialen Ascidie, und Seliger (52) für eine andere, nicht näher bestimmte, Clavellinaart. Auch Born (5) fand bei seinen Zwangslageneiern eine Uebereinstimmung der beiden Ebenen in einem Drittel der Fälle, im zweiten Drittel standen sie senkrecht aufeinander und im letzten Drittel fehlte jede genauere Beziehung. In der Folgezeit wurden eine Reihe von Untersuchungen über dieses Thema für fast alle Wirbelthierklassen angestellt, doch war das Ergebniss ein derartiges, dass Sobotta (66) in seinem Referat aussprechen konnte: „Die meisten Beobachtungen sind der Roux'schen Auffassung nicht grade günstig." Nun könnte ja Roux hier einwenden, es handele sich in diesen Fällen um Anachronismen der Furchung. Er spricht sich ja auch in seinen Regeln sehr vorsichtig über diesen Punkt aus: „§ 3. Bei den Metazoen stehen unter normalen Verhältnissen die drei ersten Furchen des Eies in typischen Richtungsbeziehungen zu den drei Hauptrichtungen des Embryos" (48, p. 1031). Wir wollen daher bei unserem Ausgangspunkt, dem Batrachierei, bleiben. Roux selbst hat 20 % Abweichungen von dieser Regel gefunden. Hertwig (20, 21) sowohl wie Born (8, 9) haben unabhängig von einander constatirt, dass bei Furchung unter Pressung die erste Furche öfter nicht in Beziehung zur Medianebene steht, als dass sie es thut. Es treten ferner, worauf Kopsch (28) mit Recht aufmerksam macht, nachträglich oft Verschiebungen der ersten Furche auf (sogenannte Brechungsfurchen), wodurch also rechts qualificirtes Material auf die linke Seite kommen müsste und umgekehrt. Kopsch hat ferner auf photographischem Wege (28) nachgewiesen, dass die Medianebene, auch unter normalen Verhältnissen,

oft sehr erhebliche Winkel mit der ersten Furche bildet. (Kopsch untersuchte genau nach der Vorschrift von Roux, nur zeichnete er nicht, wie dieser, nach oberflächlicher Schätzung die Ebene der ersten Furche, und nach Auftreten des Urmunds, die Medianebene in Diagramme, sondern photographierte das Ei, das während der ganzen Furchung unverrückt auf dem Apparat stand, in den betreffenden Stadien. Diese Resultate sind natürlich viel genauer als die von Roux). Es ist also einwandsfrei bewiesen, dass erste Furche und Medianebene oft nicht zusammenfallen, ein causales Verhältniss also nicht bestehen kann. Da nun aber Roux die Versuche Borns und Hertwigs als „atypische Entwicklung" bezeichnet, die nicht unter der Herrschaft des „durch die Befruchtung activierten Kernmaterials", sondern unter der des „Reserveidioplassons" ständen, also nicht zugiebt, dass man aus ihnen einen Schluss auf normales Geschehen ziehen könnte, so wollen wir versuchen, seine Behauptungen auch auf andere Weise zu widerlegen. Roux behauptet ja, dass die Richtung der ersten Furche durch die Copulationsrichtung der Vorkerne bestimmt wird. Seine Behauptung stützt sich wesentlich darauf dass die Pigmentstrasse häufig in der Ebene der ersten Furche gefunden wird. Nun wäre es ihm gelungen, die Eier künstlich von einem beliebig von ihm gewählten Meridian aus zu befruchten, und in einem hohen Procentsatz der Fälle wäre dann die Ebene der ersten Furche und die Pigmentstrasse durch den von ihm gewählten Befruchtungsmeridian gegangen. (39, 41.) Die so bestimmte Ebene der ersten Furche wäre auch zur Medianebene des Embryo geworden. Freilich sind seine Experimente durchaus nicht eindeutig und mit recht kümmerlichen Zahlen belegt, so dass O. Hertwig und O. Schultze (l. c.) mit Recht einen stricten Beweis vermissen. Nun es lässt sich beweisen, dass in der That nach der Befruchtung eine Dotterumlagerung stattfindet, durch welche die spätere Medianebene des Embryo bestimmt wird, und durch welche die erste Furche häufig ebenfalls normiert wird. Freilich habe ich meine Beweise nicht auf experimentellem Wege gewonnen, sondern nur durch die stricte Beobachtung „des normalen Geschehens". Einige Zeit nach der Besamung kann man bemerken, dass die weisse Hemisphäre durch einen Halbmond von grauer Farbe vergrössert wird. Diese Beobachtung ist von Roux sowohl, wie von O. Schultze oft gemacht worden, und jedermann kann sich

von der Thatsache zur Laichzeit leicht überzeugen. Der Mechanismus der Bildung dieses grauen Feldes ist nach den Born-schen (5, 6) Arbeiten unschwer zu erkennen. Es hat hier ein Absinken des weissen Dotters mit Hinterlassung einer weissen, peripheren Platte und nachfolgender Unterlagerung durch braunen Dotter stattgefunden. Dieses theoretisch gewonnene Resultat lässt sich an geeigneten Schnittpräparaten durch den Augenschein bestätigen. Fig. 1 stellt einen Sagittalschnitt durch ein Ei von Rana fusca, kurz nach Auftreten der zweiten Furche dar. Das

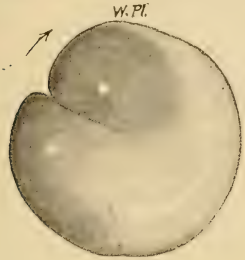


Fig. 1.

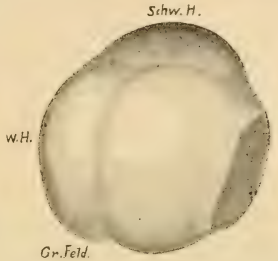


Fig. 2.

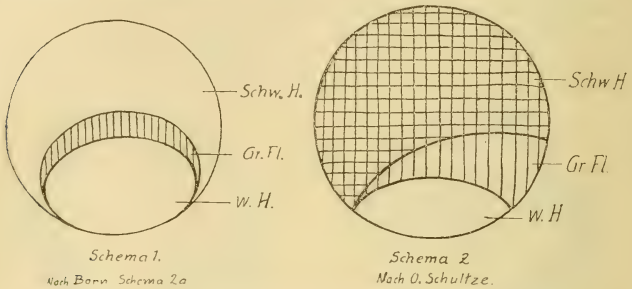
Aussehen des ganzen Eies, das ein besonders schönes, graues Feld zeigte, ist durch Fig. 2 gegeben (der Defect auf der rechten Seite ist ein Artefact). In Fig. 1 sieht man deutlich die weisse Platte (w. Pl.), welche beim Absinken des weissen Dotters stehen geblieben ist, und die sich scharf von dem braunen Dotter abgrenzt, während sonst weisser und brauner Dotter ohne scharfe

Fig. 3.
nach Born Fig 2.

(Die Pfeile bezeichnen die Richtung, in welcher der weisse Dotter abgesunken ist.)

Grenze in einander übergehen. Zum Vergleiche habe ich als Fig. 3 Fig. 2 von Born (5) daneben gesetzt.

Zum weiteren Beweise für die Identität der Vorgänge unter normalen Verhältnissen und bei in hochgradiger Schieflage fixirten Eiern weise ich auf die Aehnlichkeit der beiden nebenstehenden Schemata hin:



Schema 1.
Nach Born Schema 2a

Schema 2.
Nach O. Schultze.

Das Schema 1 entspricht dem Schema 2a von Born (5)[1], welches das äussere Aussehen eines Zwangslageneies nach dreiviertel Stunden darstellt, der schraffirte Halbmond entspricht dem grauen Felde. Schema 2 ist aus O. Schultze (63, p. 177) entnommen und entspricht einem normalen Ei vor Auftreten der ersten Furche; der einfach schraffirte Halbmond bezeichnet die Stelle des grauen Feldes. (In allen Schematas ist Schw. H. = schwarze Hemisphäre, W. H. = weisse Hemisphäre). Die Identität der beiden Schemata liegt auf der Hand, und doch sind beide sicherlich unabhängig von einander entworfen!

Hier wird also Roux, dem Verächter der descriptiven Anatomie, der aus der Beobachtung normaler Verhältnisse nie einen sicheren Schluss ziehen zu können glaubt, ein aus blosser Beobachtung des „normalen Geschehens" gewonnener Beweis für seine Behauptung geliefert, den er auf experimentellem Wege nie glaubwürdig zu bringen vermochte. Es tritt in der That nach der Befruchtung eine Dotterumlagerung ein. Die Eiaxe des befruchteten Eies ist eine andere, als die des unbefruchteten. Freilich darf man nun nicht, wie Roux und eigenthümlicher Weise auch Schultze es thun, hier von Schiefstellung der Eiaxe reden. Beide glauben, das graue Feld gehöre zur weissen

[1]) Ich habe es nur der Gleichmässigkeit wegen etwas vergrössern lassen.

Hemisphäre; es gehört aber, wie ich zu zeigen versucht habe, zur schwarzen. Die Eiaxe steht genau so senkrecht wie zuvor, nur ist sie eine andere geworden, als vor der Befruchtung. Die Dottermassen haben sich verschoben und sich symmetrisch zu einer Symmetrieebene orientirt.[1])

Diese Symmetrieebene ist bestimmt, grade wie bei den Born-schen Zwangslageneiern, durch die beiden Eipole und die höchste Erhebung des grauen Feldes. Ob auch bei Rana esculenta die Schiefstellung der Axe nur eine scheinbare ist und durch dieselben Gründe hervorgerufen wird, habe ich nicht untersucht, halte es aber für höchst wahrscheinlich. Es wird also hier direct bestätigt, was Hertwig schon immer vermuthet hat. Weil er durch Störung des richtenden Einflusses der Schwerkraft (sei es durch Umkehr in Zwangslage im Vierzellenstadium oder durch Compression zwischen verticalen und schräg gestellten Platten) stets asymmetrische Embryonen erhielt (20, 21), schloss er (22a pag. 95), dass „schon sehr frühzeitig die Dottersubstanzen zu beiden Seiten einer Symmetrieebene angeordnet zu sein scheinen, die weil sie sich zur Schwere lotrecht einstellt, auch als Gleichgewichtsebene bezeichnet werden kann.“ Das Vorhandensein dieser Symmetrieebene hat O. Schultze bereits morphologisch festgelegt (64). Er hat aber nicht zu zeigen vermocht, wieso diese Symmetrieebene zu Stande gekommen ist. Nachdem wir constatirt haben, dass es die Schwerkraft ist, welche diese Symmetrieebene schafft, wollen wir noch zu erforschen suchen, auf welche Weise dies geschieht. Roux (38) und Born (5) haben gezeigt, dass nach der Befruchtung ungefähr eine halbe bis dreiviertel Stunden vergehen, ehe die Eier in ihren Hüllen drehfähig sind. Haben sie sich aber einmal in normaler Weise eingestellt, so kehren sie, aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht, innerhalb weniger Secunden in dieselbe

[1]) Roux glaubt, dass die Eiachse des Eies vor und nach der Befruchtung dieselbe sei, dass sie sich nur nach der Befruchtung in anderem Winkel zur Senkrechten einstelle, wie vorher. Er prüfte diese Veränderung der Stellung indem er an die Gallerthüllen der in einer Gummiarabicumlösung angeblich schwimmenden Eier ein Haar klebte. Seine Beobachtungen richtete sich daher nur auf das Ei als Ganzes, die im Innern des Eies auftretenden Structurveränderungen übersah er vollständig. Trotzdem spricht er von „durch die Befruchtung hervorgerufener Materialscheidung.“

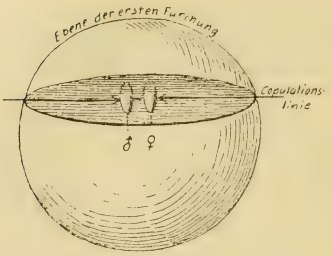
zurück. Wir werden im dritten Kapitel zu untersuchen haben, warum unbefruchtete Eier der Wirkung der Schwerkraft entzogen zu sein scheinen. Es genügt hier festzuhalten, dass die Cohäsion des Dotters im unbefruchteten Ei eine grössere ist, als kurz nach der Befruchtung. Da nun die Wahrscheinlichkeit eine sehr geringe ist, dass die Eier bei der Ablage mit ihren Axen genau senkrecht orientirt werden, andrerseits die Drehfähigkeit innerhalb der Hüllen erst nach einer gewissen Zeit eintritt, so befinden sich die Eier in der ersten Zeit nach der Befruchtung in schiefer Zwangslage. Es werden daher, ganz wie bei experimenteller Zwangslage, Strömungen innerhalb des Dotters auftreten, welche dem Ei, ebenso wie in den Born'schen Versuchen, eine Symmetrieebene schaffen. Daher kommt es, dass das Ei mit seiner Axe eine gewisse Zeit nach der Befruchtung schief zu stehen scheint, wenn man nämlich, wie Schultze und Roux es fälschlich thun, das graue Feld zur weissen, statt, wie es richtig ist, zur schwarzen Hemisphäre rechnet. Wie schon gesagt bin ich überzeugt, dass auch die scheinbare Schiefstellung der Axe von Rana esculenta hierdurch erklärt wird. Der geringe Pigmentgehalt dieser Eier verhindert, dass der dunklere Dotter unter der peripheren, weissen Platte durchschimmert, und so entsteht bei Rana esculenta kein von aussen sichtbares graues Feld, wie bei Rana fusca. Hier können allein Serienschnitte Auskunft geben. Ich werde nicht verfehlen im nächsten Mai derartige Untersuchungen anzustellen.

Durch die so geschaffene Symmetrieebene geht in der Regel die erste Furche, auch findet man, wie das Born, Schultze, Roux u. A. oft bestätigt haben, die Pigmentstrasse oft in derselben verlaufen. Es stellt demnach die von Born bei in hochgradiger Schieflage fixierten Eiern aufgefundene Strömung, wie er schon selbst vermuthete, nur einen stärkeren Grad eines physiologischen Vorgangs in den Eiern von Rana fusca dar. Damit ist auch erklärt, wieso Born bei seinen Versuchen stets normale Embryonen erzielte. Die Wiederherstellung der normalen Structur des Eies durch Absinken des weissen Dotters, ohne dass Vermischung der beiden Dotterarten eintritt, ist eben keine infolge des experimentellen Eingriffs neu erworbene, sondern eine von Alters her ererbte Anpassung an die Wirkung der Schwerkraft.[1])

[1]) Es ist dies ein weiterer Beweis für die absolute Isotropie des Ei-

Es wird also die Dotterumlagerung und damit die Bestimmung der Medianebene nicht durch die Befruchtung, sondern durch die Schwerkraft veranlasst. Wie steht es nun mit der ersten Furche? Ein häufiges Zusammenfallen derselben mit der Medianebene ist ja unbestreitbar; dieser Umstand hat ja grade Roux zu seinen Hypothesen verleitet. Ausserdem wurde er in seinen Ideen dadurch bestärkt, dass sich häufig die Pigmentstrasse des Spermatozoen in derselben Ebene befand. Freilich ist diese Uebereinstimmung der Pigmentstrasse mit der Ebene der ersten Furche durchaus keine constante. Das hat auch Roux selber häufig gesehen; so biegt z. B. die Pigmentstrasse oft hakenförmig um. Er unterscheidet daher den ersten Theil der Strasse, als „Penetrationsbahn", der er nur einen minimalen Einfluss auf die Theilungsrichtung zuschreibt, und die letzte Strecke als „Copulationsbahn", die den hauptsächlich richtenden Einfluss haben soll. Aber auch in dieser Copulationsbahn liegt nicht immer die erste Furche. Roux schafft darum einen neuen Ausdruck: „Copulationslinie". „Die Copulationsrichtung ist durch diejenige Linie gegeben, innerhalb deren sich die Massenmittelpunkte beider Vorkerne während der Copulation gegen einander hinbewegen: Dieselbe ist vorstehend als „Copulationslinie" bezeichnet worden." (41, pag. 384 Ges. Abh.) „Die Theilung erfolgt in der durch die Copulationslinie gehenden „verticalen" Ebene" (ibid.). Nun muss aber „die Theilungsebene des Kerns, bei Halbierung der Masse desselben, stets in der Mitte der Kernsubstanz gelegen sein" (pag. 385). Eine Ebene, welche erstens eine Verticalebene sein soll, zweitens diejenige Linie, innerhalb deren die Massenmittelpunkte der beiden Vorkerne sich während der Copulation gegen einander bewegen, enthalten soll, drittens in der Mitte der Kernsubstanz gelegen sein soll, ist aber, wie aus nebenstehenden Schema leicht ersichtlich ist, nichts anderes als eine Ebene, die senkrecht auf der Mitte der Kernspindelaxe steht. Das von Roux formulirte Gesetz sagt also, wie das schon Hertwig (23, pag. 136 ff.) selbst ausgesprochen hat, nichts anderes, als was letzterer Forscher 1884

substanz, da es ja natürlich ganz vom Zufall abhängig ist, in welcher Richtung die Dotterumlagerung stattfinden wird, resp. welchen Winkel die primäre Elaxe (vor der Befruchtung) mit der secundären (nach der Dotterumlagerung) bilden wird.



Schema 3

schon vor Roux behauptet hat: Die Richtung der ersten Theilung steht senkrecht auf der Spindelaxe des Furchungskernes (17).

Die Thatsachen also, die Roux aus direkter Beobachtung gewonnen hat, decken sich vollständig mit dem, was O. Hertwig gefunden hat. Welche Schlüsse zieht nun aber Roux? Weil beim Froschei in einer grossen Zahl der Fälle die Ebene der ersten Furche, mehr oder weniger genau, mit der Medianebene des künftigen Embryos zusammenfällt, muss letztere durch erstere „causal" bestimmt werden. Weil öfters die Pigmentstrasse in die Ebene der ersten Furche fällt, muss, wie Roux unter Ausserachtlassung seiner eigenen Schnittpräparate, die ihm so und soviel Ausnahmen von dieser „Regel" zeigten, schliesst, die Richtung der ersten Furche durch die Befruchtung normiert werden. Post hoc, ergo propter hoc! Was unter dieses Schema nicht passt, wird einfach als „atypische Entwicklung" abgethan! Roux wirft Hertwig vor, dass dessen Gesetz nur auf einen speciellen Fall, nämlich den des „normalen Geschehens" zuträfe. Die Sache liegt aber gerade umgekehrt! Die Thatsachen, auf die Roux das Luftschloss seiner Hypothesen baut, sind einem ganz bestimmten, isolirten Fall entnommen. Nur häufig, durchaus nicht immer, fallen unter normalen Verhältnissen, Pigmentstrasse, Symmetrieebene, Ebene der ersten Furche, Medianebene des Embryo zusammen. Schon normaler Weise sind Ausnahmen gar nicht selten. Unter anormalen Verhältnissen, wie bei Furchung unter Pressung, vollzieht sich die Theilung (Born, 4, 5; Hertwig, 20, 21; Pflüger, 35) in vollständig anderer Weise

Um diese Ausnahme von seinen Regeln zu erklären muss Roux dann so gänzlich hypothetische Begriffe schaffen, wie „Anachronismus der Furchung", „nachträgliche Umarbeitung des Dottermaterials", „typische und atypische Entwicklung" u. s. f. Die Hertwig'sche Regel aber trifft für alle Fälle zu. Für normale Verhältnisse gesteht das selbst Roux ein (45, pag. 928, Ges. Abh.). Bei Furchung unter Pressung ist die Geltung der Hertwig'schen Regel von Born (7, 8) und Hertwig (20, 21) am Froschei, von Driesch (12) und Ziegler (70) am Echinodermenei nachgewiesen worden. Born, der durch Combination verschiedener Pressungsmethoden (zwischen vertikalen, horizontalen, schräg geneigten Glasplatten) zu genau denselben Resultaten gelangt war, wie Hertwig, hat in seiner sorgfältigen Weise sämmtliche durch Pressung entstandene Furchungsvarianten genau analysirt, stets fand er Uebereinstimmung mit der Hertwig'schen Regel. Nur ein Fall stimmt mit derselben nicht überein: ein Fall von Roux! Eier, die Roux in Glasröhren aspirirt hatte, waren in Richtung der Röhren linsenförmig abgeplattet (39). Bei diesen Eiern trat die erste Furche rechtwinklig zur Röhre, also ihrer grössten Durchschnittsfläche nach, auf. Hier hatte sich also die Kernspindel in die Richtung der kleinsten Protoplasmamenge eingestellt. Diesen Befund, den Roux vielfach gegen Hertwig ausgespielt hat, muss er im Jahre 1893 aber selber widerrufen (47). Als er bei Wiederholung des Versuches die Eier innerhalb der Glasröhren tötete, und sie unter Opferung derselben dann herausschälte, fand er, dass die Eier, die innerhalb der Röhren linsenförmig ausgesehen hatten, in Wahrheit „ein wenig länglich waren, womit die Querstellung ihrer ersten Furche auf eine häufiger ausschlaggebende Componente" (scil. Hertwig'sche Regel) „zurückgeführt ist" (p. 973). Wirklich linsenförmige Eier fand er nur fünf, über die er weiter zu berichten versprach, ein Versprechen, das er bis jetzt nicht eingelöst hat! Die Hertwig'sche Theorie stimmt also mit der unmittelbaren Erfahrung überein. Das ist alles, was man von einer Theorie erwarten kann. Sie will nichts „causal" begründen, ebensowenig wie irgend eine andere Theorie das kann. Solange sie von der

Erfahrung bestätigt wird, ist sie gültig, werthlos, wenn ihr die Erfahrung widerspricht [1]).

Aus der Hertwig'schen Regel können wir nun auch direct ableiten, warum unter normalen Bedingungen die erste Furche so oft mit der Symmetrieebene, also auch der Medianebene, zusammenfällt. Wir sahen, dass die Stellung der Kernspindel abhängig ist von der Form und der Differenzirung des umgebenden Protoplasmakörpers, dergestalt, „dass sie sich in die Richtung der grössten Protoplasmamenge einstellt". Da die animale Hälfte des Froscheies (welche die protoplasmareichste ist) eine Halbkugel ist, so muss sich die Kernspindel, um sich in die Mitte ihres Wirkungskreises zu stellen, oberhalb des Aequators, und da die grösste Ausdehnung natürlich horizontal ist, horizontal stellen. Da nun andererseits durch die der Befruchtung folgende Dotterumlagerung bei Rana fusca eine Symmetrieebene vorhanden ist, so wird die Kernspindel natürlich nur senkrecht zu dieser Symmetrieebene (resp. in ihr) im dynamischen Gleichgewicht stehen. Es würde dann also die erste Furche durch die Symmetrieebene gehen (resp. senkrecht auf ihr stehen). Nun hat Kopsch (27, 28) es in Frage gestellt, dass die Symmetrieebene des befruchteten Eies mit derjenigen der Morula und der Blastula identisch seien. Ich glaube doch, dass für die (wenigstens ungefähre) Uebereinstimmung dieser Ebenen alle Wahrscheinlichkeit spricht. Während die Kerne des Eies infolge der Theilung in ständiger Bewegung sind (Hertwig 21, 22a), bleibt die Eisubstanz im Grossen und Ganzen auf ihrem Platz [2]). Es wird daher die einmal geschaffene Sym-

[1]) Allerdings scheint die Stellung der Kernspindel bei der Richtungskörperbildung diesem Gesetz zu widersprechen. Nun ist uns aber der ganze Mechanismus der Richtungskörperbildung in seinem Wesen überhaupt noch durchaus räthselhaft. So ist ja eine indirecte Kerntheilung ohne Leitung von Centrosomen etwas, das sich nur schwer mit unseren Anschauungen über den Mechanismus der indirecten Kerntheilung vereinbaren lässt. Gleichwohl steht es ausser allem Zweifel, dass häufig Centrosomen bei der Richtungskörperbildung vermisst werden; meist z. B. bei Ascaris (9, 10, 11). Auch bei Rana fusca haben weder Schultze noch Born Centrosomen in der Richtungsspindel gefunden. Man kann daher billiger Weise in dem Verhalten des Kernes bei der Richtungskörperbildung keinen Beweis gegen die Gültigkeit der Hertwig'schen Regel erblicken.

[2]) Die Furchung thut offenbar nichts Anderes als das vorhandene

metrie kaum wesentlich verändert, und so sind, wie ich mit O. Schultze (64) und O. Hertwig behaupten möchte (s. bes. 22a, pag. 263), die Symmetrieebenen des befruchteten Eies, der Morula und der Blastula ungefähr identisch. Die Symmetrieebene der Blastula wird aber direct zur Medianebene des Embryo. Es ist also indirect gleichfalls eine Folge der Wirkung der Schwerkraft, dass die Medianebene so oft in die Ebene der ersten Furche fällt. Beide Ebenen sind direct bestimmt durch die Form und die Differenzirung des Eiprotoplasmas. Aber während die Medianebene nur durch die Form des Eies nothwendig bestimmt ist — fällt sie nicht in die Symmetrieebene des Eies, so ist der Embryo natürlich unsymmetrisch, also eine Missbildung — hängt die Richtung der ersten Furche nicht nur von der Form, sondern noch mehr von der Differenzirung des Protoplasmas ab. Nur weil bei polar differenzirten Eiern zwischen Form und Differenzirung feste Beziehungen bestehen, fallen die beiden Ebenen meist zusammen. Auf die Organbildung hat die Richtung der ersten Furche nicht den geringsten Einfluss. Daher entstehen auch dann völlig normale Embryonen, wenn die erste Furche aus irgend einem Grunde nicht mit der Symmetrieebene (also der Medianebene) zusammenfällt. Die Furchung zerlegt eben nur das vorhandene Material, in welcher Weise und Reihenfolge diese Zerlegung vor sich geht, ist höchst gleichgültig. Das zeigen die Compressionsversuche von Pflüger und Roux, von Born und Hertwig, von Driesch und Ziegler. Nichts berechtigt Roux hier von „atypischer Entwicklung“ zu reden, als der Wunsch seine unhaltbare Position zu vertheidigen.

Es erübrigt sich jetzt noch zu erörtern, wieso auch die Pigmentstrasse so oft in der Ebene der ersten Furche gefunden wird. Es geschieht das offenbar dadurch, dass das eindringende Spermatozoon in die Strömung geräth und von dieser mechanisch mitgerissen wird.

Material, besonders die Kerne zu zerlegen. Irgend welche Veranlassung zu Materialverschiebungen ist also nicht vorhanden. Am Reinsten tritt dieses Verhalten beim Insectenei zu Tage. Hier findet im Anfang der Furchung überhaupt keine Zelltheilung, sondern nur Kerntheilung statt. Erst nach einiger Zeit grenzen sich die einzelnen Kernbezirke von einander durch Bildung von Zellwänden ab.

Durch die im Ei durch die der Befruchtung folgende Dotterumlagerung geschaffene Structur wird aber nicht nur die Lage von rechts und links, sondern auch die Gegend der Kopfanlage des späteren Embryo bestimmt. Die Stelle des grauen Feldes entspricht nämlich der Stelle, an der sich im Blastulastadium die kleinsten Zellen befinden (O. Schultze 64); an der unteren Grenze des grauen Feldes aber beginnt die erste Urmundeinstülpung, vor dieser wiederum liegt nach der Ansicht der meisten Autoren die Gegend der späteren Kopfanlage.

Fassen wir die Ergebnisse dieses Abschnittes zusammen: Kurz nach der Befruchtung erhält das Froschei (genau nach dem Postulate O. Hertwigs) eine Symmetrieebene. Die Schwerkraft allein ist es, welche durch Umlagerung des Dottermaterials in dem kurz nach der Befruchtung sich in physiologischer Zwangslage befindlichen Ei diese Symmetrieebene schafft. Durch die so geschaffene Organisation des Eies wird auch die Kopfgegend des Embryos bestimmt, indem die untere Grenze des grauen Feldes der ersten Urmundeinstülpung, das graue Feld selbst der Gegend der Kopfanlage des Embryos entspricht.

Mit Recht sagt daher Sachs (cit. nach Hertwig, 22a, pag. 97): „Alles, was im Pflanzen- resp. Thierreich mit den Begriffen Bauch- und Rückenseite, rechte und linke Flanke etc. irgendwie zusammenhängt, trägt den Stempel der Schwerkraft ins Organische übersetzt an sich."

Kapitel II: Kritik der zur Ausschaltung der Schwerkraft angestellten Experimente.

Wir sahen im vorigen Kapitel, dass die von Born aufgefundene Strömung nicht nur den Effect hat, dass sie die Wirkung der unrichtig angreifenden Schwerkraft aufhebt, indem durch sie die Massen im Einnern wieder annähernd normal zu liegen kommen, sondern, dass durch dieselbe auch, sowohl unter normalen Bedingungen, wie unter anormalen, dem Ei die für seine Entwicklung so hochbedeutsame Symmetrieebene geschaffen

wird. Wenn nun O. Schultze behauptet, „dass durch die von Born aufgefundene totale Umordnung die im Eierstock aufgebaute Structur des Eies bis zu einem gewissen Grade zerstört wird" (65. pag. 312), so vergisst er vollkommen, dass sie aber auch in ganz ähnlicher Weise wieder aufgebaut wird, so dass nach Beendigung der Umordnung der Status quo ante annähernd wieder hergestellt ist. In einem einzigen Falle trifft das, wie Born gezeigt hat, nicht zu. Wenn nämlich der weisse Pol genau nach oben centrirt ist, sinkt der Dotter nicht nach einer Seite, sondern gleichmässig nach allen Seiten ab und drängt so den braunen Dotter allseitig von der Pigmentrinde ab, wie es Fig. 4 (aus Born, 5, Fig. 22) zeigt. Hierdurch wird aus dem telolecithalen Ei ein solches mit mittelständigem Bildungsdotter.

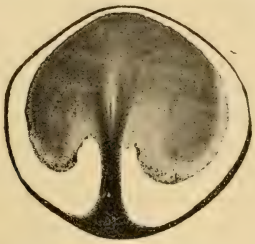


Fig. 4.
" nach Born Fig. 22.

und der Bildungsdotter wird so von der Sauerstoffquelle abgeschnitten: es ist leicht verständlich, dass sich ein derartiges Ei nicht entwickeln kann. O. Schultze begeht aber einen logischen Fehler, wenn er fortfährt: „Unmittelbar nach der Eiablage und der Befruchtung bilden nun alle Eiaxen die verschiedensten Winkel mit der nun abnorm angreifenden Schwerkraft. Die Eier befinden sich also alle in einem der Erhaltung ihrer normalen Structur in hohem Maasse ungünstigen Lage. Wer aber rettet das gleichsam in diesem Augenblick hilflos daliegende Ei? Sie, die allein von allen Kräften dem Ei die angeborene Structur zu erhalten vermag, die Schwerkraft" (pag. 312). Das heisst doch wirklich die Dinge auf den Kopf stellen. Wenn wir die Wirkung der Schwerkraft ausschalten könnten, dann würden sich

die Eier ja gar nicht in einer „der Erhaltung ihrer angeborenen Structur ungünstigen Lage“ befinden! Wenn die Schwerkraft gar nicht da wäre, könnte sie doch auch nicht abnorm angreifen! Ein Ding kann doch nicht zugleich sein und nicht sein! „Die hochbedeutsame Rolle, also, die für die normale Entwicklung des Froscheis nöthige, dem Ei von Natur gegebene typische Anordnung seiner Dottermassen von verschiedenem specifischen Gewicht zu erhalten“ (pag. 313), können wir der Schwerkraft nicht zusprechen. Was dem Ei seine typische Structur, selbst gegen die Wirkung der „abnorm angreifenden Schwerkraft, bis zu einem gewissen Grade erhält, ist erstens die Cohäsion seiner Dottermassen. Da diese, wie wir später sehen werden, nach der Befruchtung eine geringere ist, als im Mutterthier, so besitzt das Froschei einen zweiten Schutzmechanismus in der Fähigkeit der beiden Dotterarten sich gegen einander zu verschieben, ohne sich zu vermischen. Endlich besitzt das befruchtete Ei sehr bald noch ein drittes Schutzmittel, das den Einhalt von der Wirkung der Schwerkraft bis zu einem sehr hohen Grade emancipirt, die Rotation innerhalb der Hüllen. Dieses letztere Schutzmittel ist natürlich von der allergrössten Bedeutung. Einmal kann sich ein Ei, dessen Inhalt in ständiger Bewegung sich befindet, dessen Kernspindel also niemals im Gleichgewicht ist, wie leicht verständlich, nicht entwickeln. Das Froschei befindet sich aber im Freien in einer Lage, in der es durch Wind und Wellen ständiger Gleichgewichtsstörung ausgesetzt ist. Mit ihren Hüllen können die einzelnen Eier sich nicht drehen, weil die Eier in grossen Mengen an einander kleben, also nicht unabhängig von einander sind. Wird nun zwischen Ei und Hüllen, wie es in der That geschieht, eine Flüssigkeit ausgeschieden, in welcher das Ei schwimmt, so befindet sich das Ei im stabilen Gleichgewicht, da ja der Schwerpunkt des Froscheies, der sich natürlich in der unteren (weissen) Hemisphäre befindet, unterhalb der Mitte des Auftriebs, die dem Centrum des Eies entspricht, liegt. Infolgedessen können die Eier ausserordentlich fein auf jede Störung ihres Gleichgewichtes reagiren und ihren dunklen Pol so schnell (d. i. innerhalb 5—10″) nach oben drehen, dass bei der auch nach der Befruchtung noch sehr beträchtlichen Cohäsion des Dotters

ein Absinken desselben nicht mehr in Frage kommen kann, der Zellinhalt also in Ruhe bleibt. Zweitens wird mit der fortschreitenden Zelltheilung einer Bewegung des Dotters durch das ganze Ei durch die auftretenden Zellwände ein unüberschreitbares Hinderniss entgegengesetzt. Daher entstehen auch aus Eiern, die nach Auftreten der ersten Furche abnorm angreifender Schwerkraft ausgesetzt werden und zugleich ihrer Drehfähigheit innerhalb der Hüllen beraubt sind, wie wir später sehen werden, niemals normale Embryonen.

Es sind nun, seitdem Pflüger im Jahre 1883 (33, 34) der Schwerkraft einen so gewaltigen Einfluss auf die Organisation zugeschrieben hatte, die verschiedensten Versuche gemacht worden, um die Wirkung der Schwerkraft auszuschalten. Rauber (36) hat wohl zuerst den Versuch gemacht die Schwerkraft durch Centrifugalkraft zu ersetzen. Er fand, dass centrifugirte Forelleneier sich mit ihrer Eiaxe in die Rotationsebene einstellten, den Keim centripetal, den Dotter centrifugal und sich so normal entwickelten. Er hatte nun andererseits gesehen, dass Forelleneier, die constant daran verhindert wurden den Keim nach oben zu drehen, sich nicht entwickelten. Er schloss also, dass die richtende Wirkung der Schwerkraft zwar nothwendig zur normalen Entwicklung sei, aber durch Centrifugalkraft ersetzt werden könnte. Roux fand gleichfalls, dass centrifugirte Froscheier sich normal entwickelten (38). Da er aber auch der Schwerkraft jeden richtenden Einfluss abspricht, so sieht er darin nur einen weiteren Beweis für das „Nichtnöthigsein" irgend einer äusseren „Kraft" für die „typische" Entwicklung. Wie unrichtig Roux seine Beobachtungen gedeutet hat, zeigen die Erfahrungen O. Hertwigs (24). Während der Actionsradius von Roux nur 22 cm betrug, und die Umdrehungsgeschwindigkeit nur 84 Mal in der Minute, liess Hertwig die Eier an Radien von 40, 31, 22, 13 cm mit einer Geschwindigkeit von 150—200 Mal in der Minute centrifugiren. Roux erzielte mit seinem Apparat nur eine Beschleunigung von 17,2 m pro Sec., also nur fast doppelt soviel, als die Beschleunigung durch Schwerkraftswirkung beträgt (nämlich 9,81 m pro Sec.) Hertwig dagegen erzielte bei seinem längsten Radius von 40 cm und einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 150 Mal in der Minute

eine Beschleunigung, die ungefähr 10 Mal so gross ist[1]). Bei Einwirkung dieser Centrifugalkraft tritt nun das sehr merkwürdige Phänomen ein, dass die Furchen nicht durch die weisse Hemisphäre durchschneiden, sondern nur die schwarze Hemisphäre in Zellen zerlegt wird. Auf diese Art und Weise geht die Furchung, die sonst beim Froschei nach dem holoblastischen Typus verläuft, in den meroblastischen über. Wenn Hertwig diese Eier innerhalb drei Tagen vom Apparat nahm und unter normale Verhältnisse brachte, so trat eine nachträgliche Zerlegung des weissen Dotters ein und es entwickelten sich theils normale Embryonen, theils Missbildungen mit abnorm grossem Dotterpfropf. Der Procentsatz der Missbildungen war proportional der Länge des Radius, an dem die Eier rotirt, sowie der Zeit, welche dieselben auf dem Apparate verweilt hatten. Eier, die länger als drei Tage centrifugirt wurden, starben bei den Hertwig'schen Versuchen ab. Ich habe O. Hertwigs Versuche in diesem Frühjahr wiederholt und bin im Grossen und Ganzen zu denselben Resultaten gelangt. Da jedoch meine Untersuchungen über diesen Punkt noch nicht abgeschlossen sind, so will ich mich vorläufig weiterer Bemerkungen darüber enthalten[2]). Es genügt hier die Feststellung der Thatsache,

[1]) Die Beschleunigung durch Centrifugalkraft ist durch die Formel gegeben:

$$v = \frac{4\,\pi^2\,r}{t^2}$$

$$\pi^2 = 9{,}8596$$

$$t = \frac{60}{150} = 0{,}4 \text{ Sec.}$$

$$r = 0{,}4 \text{ m}$$

also

$$v = \frac{4.\ 9{,}8596.\ 0{,}4}{0{,}16} = 98{,}596 \text{ m. pro Sec.}$$

Da die Beschleunigung durch Schwerkraftswirkung = 9,81 (in Deutschland wenigstens) ist, so ist die durch Centrifugalkraft erzielte Beschleunigung also ca. 10 Mal grösser.

[2]) Ich will nur kurz bemerken, dass bei meinen Versuchen (ich arbeitete mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 120 Mal in der Min., und liess die Eier, genau nach Hertwigs Vorschrift, an Radien von 40, 31, 22 u. 13 cm rotiren) die Eier noch nach neuntägiger Rotation entwicklungsfähig waren, und dass sich bei diesen Eiern im Röhrchen von 22 cm während der Centrifugirung die erste Urmundeinstülpung bildete

dass die Centrifugalkraft, wenn sie nur in genügender Stärke angewandt wird, die Theilung und Entwicklung des Eies in ganz beträchtlichem Maasse beeinflussen kann.

Roux stellte aber noch andere Versuche an. Pflüger (37, 38) hatte behauptet, dass durch die Schwerkraft allein der Meridian ausgewählt wird, auf dem die Entwicklung vor sich geht. Nun war ja den Pflüger'schen Hypothesen, wie wir sahen, schon durch die Born'schen Befunde ihre Basis entzogen worden. Roux wollte aber auch seinerseits ihre Unrichtigkeit beweisen. Zu diesem Zwecke versuchte er die Eier unter Bedingungen zu setzen, in denen in jedem Moment ein anderer Meridian der oberste sein musste. Er drehte deshalb die Eier (in feuchte Watte verpackt) so langsam (bei einem Radius von 1—8 cm erfolgte eine Umdrehung in 2—5 Minuten) um eine horizontale Axe, dass eine Centrifugalwirkung ausgeschlossen war. Diese Eier entwickelten sich nun ganz normal. Damit glaubt Roux das Nichtnöthigsein der Schwerkraft für die organische Gestaltung bewiesen zu haben. O. Schultze hat die absolute Unzulänglichkeit dieses Versuches bereits bewiesen; und in letzter Zeit hat noch Kathariner (25, pag. 606), der sonst ganz auf dem Boden Roux'scher Ansichten steht, ebenfalls dargethan, dass sich auf diesem Wege die strittige Frage nicht entscheiden lässt. Die Eier, die ja innerhalb ihrer Hüllen gut und schnell drehbar [1]) waren, stellten sich bei dieser Versuchsanordnung in eine Richtung, die resultirte aus der Schwerkraftswirkung und der sich stets gleichbleibenden Centrifugalkraftwirkung. Auf diese Weise wird natürlich der ganze Versuch werthlos gemacht, da ja so die Wirkung der Schwerkraft nur durch die einer anderen Kraft ersetzt wurde. Wenn nun Roux angiebt, dass die Eier, nachdem sie aus der Watte ausgepackt waren, alle möglichen Winkel mit der Schwerkraft

[1]) Wenn Roux (Ges. Abh. pag. 268) angiebt, dass die Eier sich in ihren Hüllen nur langsam drehen könnten, so trifft das natürlich nur für die erste Zeit nach der Befruchtung zu. Nachher ist die Drehung innerhalb der Hüllen eine sehr rasche, wie das Roux selber häufig angiebt. Es geht aber aus den Roux'schen Vorschriften über die Befruchtung der Eier direct hervor, dass dieselben nicht unmittelbar nach der Befruchtung, sondern erst etwa eine halbe Stunde später auf den Apparat kamen, also zu einer Zeit, wo ihre Drehfähigkeit schon ganz oder doch wenigstens nahezu ausgebildet war, sie auch bereits eine Symmetrieebene besassen.

bildeten, so kann man diesem Umstande doch wahrlich keine Beweiskraft zuschreiben, Man bedenke: der Apparat wird angehalten, die Kästen abgenommen und ausgepackt. Alle diese Proceduren sind natürlich nothwendigerweise mit Erschütterungen der Eier verbunden, welche dieselben aus ihrer Gleichgewichtslage bringen mussten. Was Wunder, wenn dann im Momente des Auspackens die braunen Hemisphären nach allen Richtungen der Windrose wiesen! Ich komme jetzt zu den „Ueberschlagseiern", die Roux für besonders beweisend hält, weil sie bei jeder Umdrehung des Apparats zweimal in dem sie bergenden Gefäss durcheinander kollerten, nach seiner Meinung also jeglichem Einfluss der Schwerkraft entzogen sein mussten. O. Schultze hat schon nachgewiesen, dass diese Eier nur zweimal innerhalb 5 Minuten unter ungünstiger Schwerkraftswirkung sich befanden, in der Zwischenzeit aber bei ihrer schnellen Drehfähigkeit innerhalb der Hüllen und der gleichmässigen Rotation des Apparats vollauf Zeit hatten, sich der einwirkenden Kraft nach zu orientiren. Infolge der ziemlich erheblichen Cohäsion des Dotters kann die Schwerkraft aber in der kurzen Zeit ihrer abnormen Einwirkung keine Störungen in der Entwicklung der Eier veranlassen. Ist die Roux'sche Methode also zur Erledigung der strittigen Frage gänzlich ungeeignet, so ist der Schultze'sche Gegenbeweis nicht minder misslungen. Schultze liess (58, 59, u. a. a. O.) auf seinem „Klinostaten" die Eier in Zwangslage mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 4 Stunden rotiren. Die so behandelten Eier verfärbten sich grau und waren schon nach 3 Stunden, also noch bevor eine Umdrehung beendet war, abgestorben. Es ist leicht einzusehen, aus welchem Grunde diese Eier absterben mussten. Es musste, da die Eier sich in Zwangslage befanden, und daher auf die fortwährend in anderer Richtung einwirkende Schwerkraft nicht durch Drehung innerhalb der Hüllen reagiren konnten, Abströmen des weissen Dotters erfolgen. Diese Bewegung des Zellinhalts konnte aber niemals zur Ruhe kommen. Nun sahen wir aber schon weiter oben, dass das Perivitellin ja grade zu dem — wenn der Ausdruck erlaubt ist — Zwecke abgeschieden wird, um den Einhalt von der Wirkung der Schwerkraft zu emanicipiren, weil in einem Ei, dessen Inhalt in ständiger Bewegung ist, die Entwicklung nicht vor sich gehen kann. In dieser Lage aber befinden sich

offenbar die Schultze'schen Klinostateneier. Nun berichtet Schultze des Weiteren, dass die Eier sich grau verfärbten und auch nach Herunternahme vom Klinostaten sich nicht weiter entwickelten. Auch hierfür ist es leicht die Gründe zu finden. Bei der niemals zur Ruhe kommenden Bewegung des weissen Dotters musste offenbar ein Moment eintreten, in welchem der braune Dotter ganz von der Peripherie, also von der Sauerstoffquelle, abgedrängt war, ein Effect der sich äusserlich durch das von Schultze beobachtete Grauwerden der Eier kenntlich machte. Die Eier konnten sich also aus denselben Gründen — selbst, wenn sie nachträglich unter normale Verhältnisse gebracht wurden — nicht weiter entwickeln, wie die Born'schen Eier, die genau mit dem weissen Pol nach oben aufgestellt worden waren. Es hat also wiederum auch Roux Recht, wenn er diesen Versuchen jede Beweiskraft abspricht. (Verh. anat. Ges. 1894: 49, 50). Im letzten Jahre hat Katharíner (25) einen neuen Versuch angestellt, um die Wirkung der Schwerkraft auf das sich entwickelnde Ei auszuschalten. Er liess durch das Wasser, in welchem die Eier sich befanden, einen Luftstrom gehen und erzeugte so einen Wirbel, der die Eier 36—48 mal in der Minute in dem Gefässe herumwarf. Da die so erzeugte Bewegung der Eier eine — physikalisch gesprochen — ungeordnete war, „so konnte von einer Vertretung der stets gleichen Schwerkraft durch eine sich gleichbleibende Resultante wegen des steten Wechsels der Centrifugalkraftgrösse keine Rede sein" (pag. 607). Da sich nun aus so behandelten Eiern ganz normale Embryonen entwickelten, so glaubte Katharíner bewiesen zu haben, „dass weder die Schwerkraft noch irgend eine andere Kraft für die normale Entwicklung des Froscheies die Bedeutung einer gestaltenden Ursache oder nothwendigen Bedingung hat".

Auch dieser Versuch ist nicht geeignet, die These von der vollkommenen Selbstdifferenzirung des Froscheies zu beweisen. Hertwig vindicirt der Schwerkraft den Einfluss, dass sie dem Ei eine Symmetrieebene schafft, zu der die einzelnen Organe symmetrisch orientirt werden (22a, pag. 95). Ich habe gezeigt, auf welche Weise und zu welcher Zeit diese Symmetrie von der Schwerkraft geschaffen wird. Nun hat Katharíner die Eier aber erst eine halbe Stunde nach der Befruchtung auf seinen Apparat gebracht (pag. 605), also zu einer Zeit, zu welcher

die Eier bereits fast vollständig in ihren Hüllen drehbar waren und eine Symmetrieebene durch Abströmen des weissen Dotters schon geschaffen war. Die für die Entwicklung nothwendige Arbeit der Schwerkraft war also bereits beendet, als der Versuch von Kathariner begann. Dass aber Eier, die frei in ihren Hüllen beweglich waren, die also niemals so lange in abnormer Lage bleiben konnten, dass ihre Massen Zeit gehabt hätten sich gegen einander zu verschieben, — dass solche Eier sich normal entwickelten und entwickeln mussten, ist ganz selbstverständlich und beweist nichts gegen unsere Argumentation. Hätte Kathariner die Eier gleich nach der Befruchtung auf seinen Apparat gebracht, so würde er wohl dieselben Erfahrungen gemacht haben, wie O. Hertwig. Als dieser bei seinen Centrifugalversuchen, die Eier zuerst unmittelbar nach der Befruchtung auf die Centrifuge brachte, entwickelten die Eier sich nicht, sondern gingen zu Grunde, offenbar aus denselben Gründen, wie die Klinostateneier von O. Schultze, da sich die Eier ja kurz nach der Besamung in physiologischer Zwangslage befinden (24, pag. 428, ff.).

Alle Experimente, die bis jetzt angestellt wurden, um die richtende Wirkung der Schwerkraft auszuschalten, haben also, wie wir sahen ihren Zweck völlig verfehlt. Es liegt dies in der Natur der Sache. Die Schwerkraft gänzlich zu eliminiren ist natürlich unmöglich. Was die Autoren versucht haben, besteht ja auch nur darin, dass sie die Schwerkraft in jedem Moment in anderer Richtung auf das Ei wirken lassen wollten, statt wie sie es gewöhnlich thut immer in derselben Richtung. Dabei mussten sie aber nothwendiger Weise in ein Dilemma gerathen. Entweder liessen sie die in jedem Moment in anderer Richtung angreifende Schwerkraft auf den Eiinhalt wirken, dann konnte aus den oben angeführten Gründen keine Entwicklung eintreten (in den Fällen, in welchen sich die Eier in experimenteller Zwangslage befanden, wie bei den Schultze'schen Versuchen, oder in physiologischer wie bei den Hertwig'schen Centrifugalversuchen). Oder aber die Eier sind im Perivitellin frei beweglich, dann reagirt das Ei als Ganzes so fein auf jede Gleichgewichtsstörung, dass eine Zerstörung seiner inneren Organisation unmöglich ist (Versuche von Roux und

Katharinen). Das Ei besitzt eben selbst Schutzmechanismen, um sich sein inneres Gleichgewicht auch gegen den destruierenden Einfluss abnorm angreifender Schwerkraft zu bewahren: Die Cohäsion des Dotters, die Nichtmischbarkeit seiner beiden Dotterarten, die Perivitellinausscheidung, welche es dem Ei ermöglicht als Ganzes auf die Wirkung der Schwerkraft zu reagiren, bevor dieselbe im Stande gewesen ist die Beziehungen seiner Theile zu zerstören.

Ein Beweis also für das „Nichtnöthigsein" der Schwerkraft ist bis jetzt weder erbracht worden, noch kann er bei dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft (da wir voraussichtlich noch recht lange nicht vermögen werden einen abarischen, d. h. der Schwere entzogenen, Raum herzustellen) erbracht werden; auf der anderen Seite aber leistet die Schwerkraft, wie wir sahen, in der That eine für die Entwicklung des Eies hochbedeutsame Arbeit: die Schaffung der Symmetrieebene. Wir haben daher das Recht die Schwerkraft als einen für die Entwicklung nothwendigen Factor zu bezeichnen.

Kapitel 3: **Das unbefruchtete Ei.**

Wir wenden uns jetzt dem Studium des unbefruchteten Eies zu. O. Schultze unterscheidet zwischen unreifen Eiern (d. h. solchen bis zum Auftreten der polaren Differenzirung), reifenden (bis zum Schwund des Keimbläschens) und reifen (d. h. mit Hüllen versehenen, befruchtungsfähigen Eiern). Was die unreifen Eier betrifft, so kann von einem Einfluss der Schwerkraft auf ihre Organisation nicht die Rede sein. Jedermann kann sich leicht davon überzeugen, dass die Eier im Eierstock mit ihren Axen alle möglichen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft bilden. Wäre die polare Differenzirung ein Werk der sondernden Schwerkraftswirkung, so müssten offenbar alle Eier mit ihren Axen gleichgerichtet sein. Dass auch bei Eierstockseiern der Unterschied im specifischen Gewicht zwischen weisser und schwarzer Substanz vorhanden ist, hat Roux bewiesen. Brachte er Eierstockseier (selbst solche von halber Grösse) oder unbefruchtete Uteruseier in eine Flüssigkeit von geeignet hohem specifischen Gewicht, um darin schwimmen zu

können, so drehten diese Eier fast eben so schnell (nämlich innerhalb weniger Secunden) den weissen Pol nach unten wie die befruchteten Eier (38). Wieso geschieht es nun, dass die Eier in Eierstock, Bauchhöhle, Tuben und Uterus mit ihren Axen alle möglichen Winkel mit der Schwerkraft bilden? Eine Rotation innerhalb der Hüllen ist natürlich nicht möglich, da die Dotterhaut dem Ei fest anliegt und eine Rotation doch nur dadurch ermöglicht wird, dass durch die Perivitellinausscheidung zwischen Ei und Dotterhaut das Ei in einer Flüssigkeit schwimmt. Die Eier befinden sich also innerhalb des Mutterthieres in Zwangslage, wie das auch schon von Roux erkannt worden ist. Wieso tritt nun die von Born bei der Zwangslage befruchteter Eier beschriebene innere Strömung nicht auf? Born selbst glaubte, dass die Consistenz des Eiinhalts unbefruchteter Eier eine festere sei, als die des Inhalts befruchteter und machte für die Consistenzveränderung nach der Befruchtung direct eine „Consistenz verändernde" Wirkung des Spermatozoon auf den Eiinhalt verantwortlich (pag. 520). Mir scheint diese Ansicht den thatsächlichen Verhältnissen nicht zu entsprechen. Einmal hat Born selbst nachgewiesen, dass auch abgelegte, unbefruchtete, reife Eier ähnliche Dotterumlagerungen im Innern zeigten, wie befruchtete. Nur trat diese Umlagerung bei unbefruchteten Zwangslageneiern erst nach 5—6 Stunden ein, bei befruchteten aber schon nach einer halben bis dreiviertel Stunden. Zweitens treten bei Eierstockseiern niemals derartige Strömungen im Dotter auf, obwohl dieselben doch Wochen und Monate lang in schiefer Zwangslage sich befinden. Auch in der Bauchhöhle, den Tuben und dem Uterus liegen die Eier Tage lang, ohne dass Abströmen des weissen Dotters erfolgt. Es verhalten sich also die Eier im Mutterthier anders als die ausserhalb desselben; bei den Eiern ausserhalb des Mutterthieres ist wieder ein Unterschied zu machen zwischen befruchteten und unbefruchteten Eiern. Nach der Born'schen Erklärung müssten sich offenbar unbefruchtete Eier ausserhalb der Mutter nicht anders verhalten als innerhalb der Mutter. Drittens kann man sich durch Anstechen unbefruchteter Eier leicht davon überzeugen, dass die Consistenz ihres Inhalts ganz dieselbe ist, wie die der befruchteten Eier. Ich sagte schon vorher, dass die Eier in Eierstock, Bauchhöhle, Tuben, Uterus sich in Zwangslage be-

finden. Was geschieht nun, wenn das Ei abgelegt und befruchtet wird? Wir können das unter der Lupe direct verfolgen. Die Gallerthüllen quellen, schon nach 25—30 Minuten ist bei 15 Grad Celsius (bei niederer Temperatur entsprechend später) etwas Perivitellin ausgetreten. Noch kann das Ei sich in seinen Hüllen nicht drehen. Eine Viertelstunde später tritt der erste Richtungskörper aus. Ungefähr zur selben Zeit erscheint ein schmaler grauer Halbmond oberhalb der weissen Hemisphäre, der sich bis zur Erlangung der vollen Drehfähigkeit des Eies noch etwas vergrössert. Jetzt füllt sich der Raum zwischen Ei und Dotterhaut schnell mit dem nun reichlich ausströmenden Perivitellin und bald hat das Ei seine volle Drehfähigkeit erlangt und stellt den schwarzen Pol nach oben.

Betrachten wir nun das Geschehen beim unbefruchteten Ei. Hier ist der Perivitellinaustritt bedeutend verzögert. Erst nach einigen Stunden sieht man geringe Perivitellinmengen austreten. Ungefähr 5—6 Stunden nachdem das Ei ins Wasser abgelegt worden ist, wird das zweite Polkörperchen ausgestossen und kurz darauf tritt soviel Perivitellin aus, dass das Ei sich in seinen Hüllen drehen kann. Auch bei unbefruchteten Eiern sieht man zur selben Zeit ungefähr, wie das zweite Richtungskörperchen austritt, das graue Feld erscheinen. Wir haben also drei Stufenfolgen zu unterscheiden:

1. Eier innerhalb des Mutterthieres befinden sich in Zwangslage. Eine Structurveränderung durch Schwerkraftswirkung findet nicht statt.
2. Unbefruchtete Eier, die abgelegt sind, scheiden nach 5—6 Stunden Perivitellin aus, kurz vorher tritt das zweite Richtungskörperchen aus. Ungefähr um dieselbe Zeit macht sich bei diesen Eiern die Structur verändernde Wirkung der Schwerkraft geltend.
3. Befruchtete Eier scheiden schon 20—30 Minuten nach der Befruchtung Perivitellin aus. Kurze Zeit darauf wird der zweite Richtungskörper ausgeschieden und macht sich die Structur verändernde Wirkung der Schwerkraft geltend.

Der sichtbare Einfluss der Schwerkraft fällt also zeitlich mit der Ausscheidung des Perivitellins und der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers zusammen. Ich glaube aus dieser

Coincidenz den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Consistenz des Dotters durch den Perivitellinaustritt verändert wird. Das Perivitellin entstammt nach der Ansicht der meisten Autoren (55) dem Keimbläschen. Es liegt also als freie Flüssigkeit im Innern des Eies und übt daher auf den Einhalt einen gewissen Druck aus. Diesem Druck sucht die elastische Eisubstanz durch Ausdehnung zu begegnen. Ihrer Ausdehnung wird aber durch die dem Ei fest anliegende, gleichfalls elastische Dotterhaut eine Schranke gezogen, so lange als der Druck, den die Flüssigkeit im Innern des Eies ausübt, geringer bleibt als die Elasticität der Dotterhaut. Die Folge dieses so auf den zähflüssigen Einhalt ausgeübten Druckes ist eine Zunahme seiner Consistenz, so dass die moleculare Cohäsion des Dotters grösser ist als die Wirkung der Schwerkraft. Nun wird das Ei abgelegt und bleibt unbefruchtet. Die Gallerthüllen quellen und dehnen sich langsam aus. Die Dotterhaut folgt ihrem Zuge, desgleichen unter dem innern Druck die Eisubstanz. Die Eisubstanz hat nach 5—6 Stunden ihre Elasticitätsgrenze erreicht, die Dotterhaut aber noch nicht. Infolge dessen zieht sich die Dotterhaut langsam vom Ei zurück, in den so entstehenden Zwischenraum tritt im selben Maasse wie er sich vergrössert die im Innern des Eies befindliche Flüssigkeit, die nun keinen Gegendruck mehr findet, aus. Der auf den Einhalt ausgeübte Druck nimmt langsam ab. Die moleculare Cohäsion des Dotters wird geringer, so dass die Schwerkraft das Uebergewicht erhält, und Abströmen des weissen Dotters erfolgen kann. Ist dann alles Perivitellin ausgetreten, kann sich auch das unbefruchtete Ei drehen und sich seiner Schwere nach im Raum orientiren.

Betrachten wir jetzt das Geschehen beim befruchteten Ei. Zugleich mit dem Spermatozoon, oder wohl noch vor ihm, dringt ein Centrosoma ins Ei. Dieses Gebilde wirkt, wie wir wissen, als Kraftcentrum auf das Protoplasma. Seine Wirkung ist also grade entgegengesetzt der Wirkung, die die im Innern des Eies befindliche Flüssigkeit auf den Einhalt ausübt. Während diese das Ei auszudehnen sucht, wirkt das Centrosoma gleichsam concentrirend. Das Ei folgt also der sich ausdehnenden Dotterhaut nicht. In dem Maasse als diese sich vom Ei entfernt, strömt das Perivitellin durch die Eirinde hindurch in den so ge-

bildeten Raum: der auf den Zellinhalt ausgeübte Druck wird geringer, im selben Verhältniss nimmt, nach physikalischen Gesetzen, die Dichte desselben ab, so dass die Schwerkraft das Uebergewicht über die moleculare Cohäsion erhält, und Absinken des weissen Dotters erfolgen kann, ein Vorgang, der äusserlich durch das Erscheinen des grauen Feldes kenntlich wird. Nach und nach tritt dann alles Perivitellin aus, und das Ei kann sich leicht in seinen Hüllen drehen.

Es wird also bei dem unbefruchteten Ei der Effect erst dann erreicht, wenn der Zellinhalt seine Elasticitätsgrenze erreicht hat, während bei dem befruchteten Ei die Ausdehnungsfähigkeit der Eisubstanz durch die Wirkung des eingedrungenen Centrosomas gleichsam von vornherein übercompensirt wird.

Es scheint dieses Verhalten eine Stütze für die Boveri'sche Befruchtungslehre zu bilden (9, 10, 11). Boveri nimmt bekanntlich an, dass das Centrosoma des Eies degenerirt, das geschlechtsreife Ei also bis zur Befruchtung ohne Centrosoma (wenigstens ohne wirksames) bleibt[1]). Das rein passive Verhalten der Eisubstanz unbefruchteter Eier im Gegensatz zu dem activen befruchteter scheint in der That dafür zu sprechen, dass ersteren ein wirksames Kraftcentrum fehlt.

Wie gross die Kraft des eingedrungenen Centrosomas sein muss, wird durch die von O. Schultze aufgefundene Erscheinung des „Dotterbruches" illustrirt. O. Schultze (63) fand, dass bei befruchteten Eiern, die in hochgradiger Zwangslage gehalten wurden, ein Durchbruch der weissen Substanz durch die Eirinde stattfand, während bei unbefruchteten Zwangslageneiern niemals etwas derartiges eintrat[2]). Ich habe diese

[1]) Ich habe zwar selbst nachgewiesen, dass auch bei Ascaris, dem Ausgangsobject Boveris unter Umständen Centrosomen in der Richtungsspindel gefunden werden (31). Doch scheint mir der positive Befund hier weniger beweisend zu sein als der negative, der von fast allen Autoren bestätigt worden ist. Ich habe meine abweichenden Befunde darum auch nur referirt, ohne irgend welche Schlüsse daraus zu ziehen. In der That haben auch weder O. Schultze (55) noch Born (6), trotzdem er ausdrücklich darauf fahndete, Centrosomen bei der Richtungskörperbildung der Amphibien gefunden.

[2]) Wohlverstanden, es tritt „Dotterbruch" niemals bei Zwangslageneiern ein, die in Plattencompression gehalten werden, sondern nur bei Eiern, die sich in Pflüger'scher Zwangslage befinden!

Beobachtung Schultzes in diesem Frühjahr einer Nachprüfung unterzogen und kann sie im Allgemeinen bestätigen. Allerdings habe ich die Erscheinung des Dotterbruches auch bei Eiern gefunden, die dadurch, dass sie sich, wenn auch sehr langsam, in ihren Hüllen drehten, bewiesen, dass sie gar nicht in vollkommener Zwangslage waren. Auch ich habe bei unbefruchteten Eiern niemals Dotterbruch eintreten sehen, obgleich ich die Eier tagelang in Zwangslage erhielt. Aus dieser letzten Beobachtung geht klar hervor, dass der Dotterbruch eine Folge der durch die Befruchtung geschaffenen Organisation des Eies ist: durch die Wirkung des eingedrungenen Centrosomas zieht sich auch bei Zwangslageneiern das Protoplasma von der Dotterhaut zurück. Das die Concentration des Eiinhalts hindernde Flüssigkeitsquantum im Innern des Eies wird dabei so viel wie möglich ausgepresst. Dadurch tritt auch bei Zwangslageneiern eine Verminderung der Cohäsion des Dotters ein, freilich in geringerem Grade als bei normalen Eiern. So sehen wir bei diesen die Dotterumlagerung schon 20—30 Minuten nach der Befruchtung auftreten, während sich bei jenen erst nach dreiviertel Stunden die ersten Anzeichen einer Structurveränderung geltend machen. Ist nun die Zwangslage eine sehr hochgradige, so kann nicht genügend Perivitellin durch die Eirinde austreten und unter dem starken Drucke platzt das Ei, so dass Eisubstanz zwischen Eirinde und Dotterhaut austritt. In einigen Fällen habe ich sogar beobachten können dass auch die Dotterhaut gesprengt wurde, so dass ein richtiges Extraovat entstand [1]).

Kapitel 4: **Einfluss der Schwerkraft im weiteren Verlauf der Ontogenese.**

Nachdem wir den Einfluss der Schwerkraft auf das unbefruchtete und eben befruchtete Ei kennen gelernt haben, wollen wir jetzt noch kurz der Rolle gedenken, die die Schwerkraft im weiteren Verlauf der Ontogenese spielt. Die active, regulirende Wirkung der Schwerkraft ist offenbar mit der

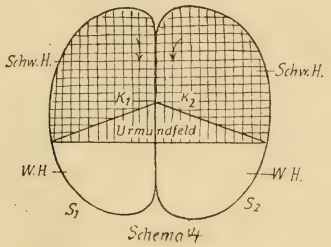
[1]) Ohne weitere Schlüsse daraus ziehen zu wollen, weise ich auf die auffällige zeitliche Uebereinstimmung zwischen der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers und der Ausscheidung des Perivitellins hin. Bei befruchteten Eiern erfolgen beide Vorgänge schon nach einer halben bis einer Stunde, bei unbefruchteten erst nach 5—6 Stunden.

Schaffung der Symmetrieebene beendet. Wird aber das sich entwickelnde Ei in eine Lage gebracht, in welcher die Symmetrieebene nicht mehr Gleichgewichtsebene ist, und in dieser Situation fixirt, so wird die Symmetrie des Eies zerstört und es entstehen unsymmetrische Missbildungen. Es kann also jetzt nicht mehr von einem richtenden Einfluss der Schwerkraft, sondern nur noch von einem eventuell störenden die Rede sein.

Wohl die interessantesten der Entwicklungsstörungen unter dem Einfluss abnorm angreifender Schwerkraft, sind von O. Schultze entdeckt worden. Dreht man Eier von Rana fusca, die sich in Plattencompression befinden im Zweizellenstadium so, dass ihr weisser Pol nach oben sieht, so entstehen aus solchen Eiern (bei Schultze in 10—50 % der Fälle) typische Doppelmissbildungen, wenn man den Zwang im Morulastadium wieder aufhebt (58, 59, 60). Roux freilich (45, Anh.) sieht in diesem Geschehen keine Wirkung der abnorm angreifenden Schwerkraft allein, sondern nur in Verbindung mit einer durch die Compression hervorgerufenen „atypischen" Entwicklung: „Bei O. Schultzes Versuchen der Umkehr der Eier nach der ersten Furche, bildet sich, wie er mittheilt, in der Furche zwischen den ersten beiden Furchungszellen ein heller Ring. Ich schliesse daraus, dass der durch die Umkekr nach oben gebrachte helle, specifisch schwerere Nahrungsdotter in jeder von beiden Zellen absinkt, zum Theil neben der Trennungsebene, im Ganzen aber wohl ähnlich, wie es Born bei sogleich nach der Befruchtung, also noch vor der ersten Theilung, fast umgekehrt aufgesetzten Eiern beobachtet hat, wobei zur Zeit der ersten Furchung der Bildungsdotter „oben" angesammelt war in einer die Entwicklung des ganzen Eies zu einem normal gestalteten Embryo gestattender Weise. Die Anordnung der verschiedenen Dottermassen war dabei also wohl in der „bestimmenden" Hauptsache ähnlich der eines normalen ungetheilten Eies geworden. Vielleicht ist dies auch bei Schultzes Umkehrung nach der ersten Theilung in einigen Fällen zufällig in „jeder" von beiden Zellen geschehen. Alsdann lagert also in dem, in der Anordnung seiner verschiedenen Dottersubstanzen im Wesentlichen einem ganzen Ei entsprechenden Zellleib jeder von beiden Furchungszellen von der vorausgegangenen Theilung her ein Kern, der in seinem activirten Material den Kern eines halben Eies (für eine

rechte oder linke Körperhälfte, resp. für eine Kopf- und Schwanzhälfte) darstellt" (45, pag. 933 und 934 d. g. Abh.). Dadurch soll ein Widerstreit zwischen Zellleib und Zellkern hervorgerufen werden, das schlummernde „Reserveidioplasson" wird geweckt, „und zwar in einer Weise, welche der einem ganzen Ei der Hauptsache nach entsprechenden Anordnung seiner Dottersubstanzen entspricht" (ibid.). Ganz so complicirt scheint mir der Vorgang denn doch nicht abzulaufen. Ich glaube auch ohne die geheimnissvollen Kräfte und Reservekräfte, die Roux dem Ei vindicirt, den Mechanismus der Doppelbildung bei abnormer Gravitationswirkung in ganz befriedigender Weise erklären zu können. Roux stützt sich vor allen Dingen darauf, dass es weder ihm noch anderen gelungen sei, durch Umkehr von Eiern auf dem Zweizellenstadium, die sich in Pflüger'scher Zwangslage befanden, Doppelbildungen zu erzielen, die Compression also in der That ein die Entwicklung von Doppelbildungen begünstigendes Moment, wenn nicht gar eine conditio sine qua non zu sein scheint. Ich habe in diesem Frühjahr an wenigstens 100 in Pflüger'scher Zwangslage befindlichen Eiern durch Umkehr auf dem Zweizellenstadium Doppelbildungen zu erzielen versucht. Ein Theil der Eier drehte sich bald wieder zurück, ein anderer Theil lieferte verkrüppelte, und asymmetrische Embryonen, ein dritter Theil starb ab. Bei Eiern, die ich mit der Compressionsmethode behandelte, erzielte ich dagegen, ebenso wie Wetzel (68, 69), eine grosse Zahl von Doppelbildungen. Wetzel hat in seiner Arbeit verschiedene Gründe für das Misslingen des Versuches bei Pflüger'scher Zwangslage angegeben. Er macht in erster Linie die grössere technische Schwierigkeit dieser Versuche dafür verantwortlich. Es ist das sicher ein Grund, aber wohl nicht der einzige und auch nicht der ausschlaggebende. Auch in der Deutung des Versuches kann ich mit Wetzel nicht völlig übereinstimmen. Als Hauptursache dessen, dass unter den geschilderten Bedingungen sich Doppelbildungen entwickeln, sieht er die Trennung der beiden Blastomeren durch Zwischenlagerung des abströmenden, weissen Nahrungsdotters an. Eine derartige Zwischenlagerung findet sicherlich in dem von Wetzel beschriebenen Falle statt. Hier strömt der Nahrungsdotter in beiden Zellen längs der gemeinsamen Zellwand ab. Es bleibt

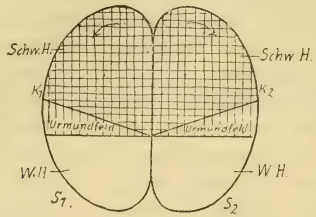
also längs dieser gemeinsamen Zellwand in beiden Zellen eine periphere Schicht weissen Dotters haften, die von dem aufsteigenden braunen Dotter unterlagert wird. Die ursprüngliche Symmetrie des Eies wird hierdurch zerstört, und in jeder Zelle eine neue Symmetrieebene geschaffen. Stand das Ei mit dem weissen Pol annähernd genau nach oben, so werden die beiden neuen Symmetrieebenen in einer Ebene liegen und zwar senkrecht auf die erste Furche. Die beiden Urmundfelder (ich bezeichne mit diesem Ausdruck diejenige Stelle, welche äusserlich dem grauen Felde entspricht, an dessen unterer Grenze die erste Urmundfurche erscheint) liegen dann in beiden Eiern so, dass sie aneinander stossen, wie es Schema 4 ganz grob zeigt.



Schema 4

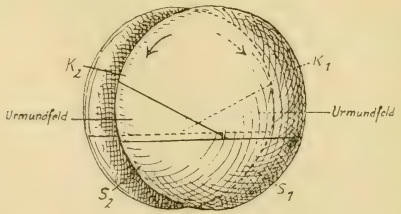
Aus einem solchen Ei entsteht dann, da das Urmundfeld der Gegend des Kopfes entspricht, eine Zwillingsbildung, deren beide Individuen dorsal verwachsen sind. Eine derartige Bildung hat Wetzel ja auch seiner Beschreibung zu Grunde gelegt. Dieses eben geschilderte Verhalten ist äusserlich durch das Auftreten des weissen Bandes characterisirt. Aber sowohl Schultze, wie Wetzel (und ich kann das aus eigener Beobachtung bestätigen) berichten, dass das Erscheinen von Doppelbildungen an das Auftreten des weissen Bandes im Blastulastadium durchaus nicht gebunden ist. Einige der von Schultze beschriebenen Missbildungen sind auch gar nicht dorsal, sondern ventral verwachsen. Hier muss der Mechanismus der Bildung offenbar ein anderer sein. Der weisse Dotter ist hier nicht längs der gemeinsamen Zellwand, sondern in beiden Zellen längs der freien Zellwand abgesunken. Die Urmundfelder liegen sich in den beiden Zellen dann je an einer freien

Wand spiegelbildlich gegenüber, wie es in Schema 5 dargestellt ist.



Schema 5

In diesem Falle wird natürlich weder im Blastulastadium ein weisses Band noch, im Gastrulastadium eine circuläre Furche erscheinen. Ich verfüge über einen so entstandenen Zwilling. Nun beschreibt aber O. Schultze ventral verwachsene Doppelmissbildungen, bei denen während der Gastrulation die circuläre Furche doch aufgetreten war, die Ränder derselben sollen dann direct zu den Medullarwülsten der Embryonen geworden sein. In diesem Falle ist das Absinken des weissen Dotters parallel der ersten Furche erfolgt, aber in jeder Zelle in entgegengesetzter Richtung. Die beiden Urmundfelder liegen dann auf dem Meridian der ersten Furche einander gegenüber. Die Ränder des circulären Spalts werden in diesem Falle scheinbar direct zu den Medullarwülsten, weil dieselben in unmittelbarer Nachbarschaft des Spaltes entstehen. Schema 6 giebt eine ungefähre Anschauung dieses Vorgangs.



Schema 6

Endlich bildet Schultze noch seitlich verwachsene Embryonen ab. Hier ist der weisse Dotter ebenfalls längs der

ersten Furche, aber in beiden Zellen in gleicher Richtung abgesunken. Es lassen sich die möglichen Variationen natürlich noch bedeutend vermehren. In allen diesen Fällen ist von einer Zwischenlagerung des weissen Dotters zwischen die beiden ersten Blastomeren keine Rede. Dies trifft überhaupt nur für den von Wetzel seiner Arbeit zu Grunde gelegten Fall zu. Wir müssen also nach anderen Erklärungsgründen suchen. Es lässt sich aber die Entstehung von Doppelbildungen in allen Fällen (auch in dem von Wetzel beschriebenen) darauf zurückführen, dass die Symmetrie des Eies zerstört[1]) und damit die Beziehung der beiden Zellen zu einander aufgehoben wird; und dass in jeder der beiden Zellen eine neue Symmetrieebene geschaffen wird. Ich nehme ganz mit Hertwig (19) an, dass alle Abkömmlinge des Furchungskernes implicite die Kraft besitzen, den ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, und dass nur deshalb aus der rechten Furchungszelle sich eine rechte Körperhälfte entwickelt, weil sie zu der linken in Beziehung steht. Diese Beziehung wird durch Zerstörung der Symmetrie des Eies aufgehoben. Es bildet sich in jeder Zelle eine neue Symmetrieebene, und so entsteht aus jeder Zelle ein neuer Organismus, dessen einzelne Organe symmetrisch zu der neuen Symmetrieebene angelegt werden. Die Zwischenlagerung von Nahrungsdotter zwischen die beiden ersten Blastomeren findet nur in einem ganz speciellen Fall statt und kann daher nicht von genereller Bedeutung sein[2]). Warum gelingt es nun nicht aus Eiern in

[1]) Eine wirkliche mechanische Trennung der beiden ersten Blastomeren findet dagegen in den Fällen von Herlitzka statt (13, 14), der die beiden ersten Blastomeren von Triton cristatus durch Abschnüren von einander trennte. Das Wesentliche ist eben die Aufhebung der Beziehungen der beiden Blastomeren zu einander; gleichgiltig ist, auf welche Weise es geschieht.

[2]) Da Herr K. Ziegler die Roux'schen Anstichversuche in einer mit meinen Untersuchungen parallel laufenden Arbeit zum Gegenstand einer eingehenden Besprechung (71) gemacht hat, und dort alles Nöthige über diesen Punkt gesagt ist, so habe ich mich der Besprechung dieses Theiles der Roux'schen Beweisführung enthalten. Ich will nur kurz eine Beobachtung Morgans, die auch bei Ziegler eingehend besprochen ist, erwähnen, die geeignet ist, meine Anschauungen über die Entwicklung der Doppelbildungen wesentlich zu stärken. Drehte Morgan auf dem Zweizellenstadium angestochene Eier vor Auftreten der zweiten Furche um

Pflüger'scher Zwangslage Doppelbildungen zu züchten? Wir sahen schon weiter oben, dass bei Eiern, die in Pflüger'scher Zwangslage gehalten werden, nicht alles Perivitellin austreten kann (während die Plattencompressionseier, die hinreichend mit Wasser versorgt sind in dieser Beziehung ganz normale Verhältnisse darbieten). Aus diesem Grunde sind die Dottermassen bei der Pflüger'schen Zwangslage einem grösseren inneren Drucke unterworfen als bei Plattencompression, daher ist auch die moleculare Cohäsion ihres Dotters eine grössere. Durch das Auftreten der ersten Furche wird nun sowohl der innere Druck als der Reibungswiderstand in jeder einzelnen Zelle noch vermehrt und proportional damit die Cohäsion des Dotters. Es wird daher der weisse Dotter bedeutend langsamer absinken als bei Eiern, die reichlich mit Wasser versehen waren, und noch nicht beendet sein, wenn die zweite Furche auftritt. Es werden also die Beziehungen der beiden Zellen zu einander gestört, aber nicht völlig aufgehoben, auch werden keine neue Symmetrieebenen innerhalb der beiden ersten Blastomeren geschaffen. So entstehen asymmetrische Embryonen, aber keine typischen Doppelbildungen.

Auf dem Vierzellenstadium kann man die Eier, wie Hertwig gezeigt hat, (21, 22a) 1—2 Tage lang mit dem weissen Pol nach oben aufstellen, ohne dass eine Veränderung der Lage der beiden Dotterarten zu einander eintritt. Es wird hier offenbar, auch bei genügendem Wasserzusatz, durch das Auftreten der neuen Zellwände sowohl der innere Druck als auch der Reibungswiderstand so erhöht, dass die Schwerkraft zwar eben noch die Symmetrie des Eies stören, sie aber nicht völlig aufheben, noch neue Symmetrieebenen in den vier Zellen vor Eintritt der dritten Furche schaffen kann. Aus so behandelten Eiern entstehen natürlich total asymmetrische Embryonen. Nach

180°, so erhielt er eine Ganzbildung, liess er sie ungedreht, so erhielt er Halbbildungen. Der Grund ist nach oben Gesagtem leicht zu erkennen. Liess Morgan die angestochenen Eier ungedreht, so wurde die eine Zelle zwar in ihrer Entwicklung gehemmt, die Beziehungen der beiden Zellen zu einander aber nicht aufgehoben. Es entstand aus der unverletzten Zelle also eine entsprechende Körperhälfte, weil sie in Beziehung zu der anderen Zelle blieb. Drehte Morgan nun aber die Eier um 180°, so wurden die Symmetrie des Eies und damit die Beziehungen der beiden Zellen zu einander zerstört, es entstand eine Ganzbildung aus der unversehrten Zelle!

dem Auftreten der dritten Furche in umgekehrter Zwangslage aufgestellte Eier sind natürlich erst recht wehrlos gegen den schädigenden Einfluss abnorm angreifender Schwerkraft, und können niemals normale Larven werden, wie das O. Schultze (58, 59 u. a. a. O.) und O. Hertwig (20, 21) oft gezeigt haben.

Zusammenfassung und Schluss.

Wenn wir die Resultate unserer Untersuchungen zusammenfassen, so gelangen wir zur Aufstellung folgender Sätze:

1. Die Eier befinden sich innerhalb des Mutterthieres in Zwangslage.

2. Im Innern der Eier befindet sich eine freie Flüssigkeit, deren Druck jedoch nicht hinreicht, die Elasticität der Dotterhaut zu überwinden. In Folge dieser Druckzunahme auf den Eiinhalt, nimmt die Dichte desselben entsprechend zu, so dass die moleculare Cohäsion des Dotters grösser ist als die Wirkung der Schwerkraft, ein Absinken des weissen Dotters daher nicht stattfinden kann. Die Eier bilden daher im Eierstock, Bauchhöhle, Eileiter, Uterus alle möglichen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft, ohne dass ihre Structur verändert werden kann.

3. Wird das Ei abgelegt und bleibt unbefruchtet, so quellen die Gallerthüllen, ihrem Zuge folgt die Dotterhaut ebenso unter dem inneren Druck die elastische Zellsubstanz. Nach 5—6 Stunden hat die Zellsubstanz die Grenze ihrer Ausdehnungsfähigkeit erreicht, die Dotterhaut aber noch nicht, in Folge dessen langsamer Austritt des Perivitellins, proportional damit Abnahme der Consistenz des Dotters. Es erfolgt Absinken des weissen Dotters, äusserlich kenntlich durch Erscheinen des grauen Feldes. Wenn dann alles Perivitellin ausgetreten ist, ist auch das unbefruchtete Ei in seinen Hüllen drehfähig und kann sich der Schwere nach im Raume orientiren.

4. Wird das Ei befruchtet, so wird die Ausdehnungsfähigkeit der Eisubstanz durch die Wirkung des mit, oder wahrscheinlich schon vor dem Spermatozoon eingedrungenen Centrosoma von vornherein gleichsam übercompensirt, so dass alle die Vorgänge, die beim unbefruchteten Ei erst nach 5—6 Stunden auftreten (Ausscheidung des Perivitellins, Abnahme der molecularen Cohäsion des Dotters, dadurch Absinken des weissen Dotters und Erscheinen

des grauen Feldes, volle Drehfähigkeit des Eies innerhalb der Hüllen), beim befruchteten Ei schon nach einer halben bis dreiviertel Stunden in Erscheinung treten.

5. Durch das Absinken des weissen Dotters längs der Eiperipherie mit Hinterlassung einer weissen peripheren Platte, die vom aufsteigenden braunen Dotter unterlagert wird, erhält das Ei die von O. Hertwig auf Grund theoretischer Ueberlegungen postulirte, von O. Schultze morphologisch, von uns histologisch nachgewiesene Symmetrieebene. Diese Symmetrieebene, welche natürlich zugleich Gleichgewichtsebene ist, ist sowohl ihrer Entstehung, wie ihrer Bedeutung nach mit der von Born bei in hochgradiger Schieflage fixirten Eiern aufgefundenen Symmetrieebene durchaus identisch.

6. Da das Absinken des weissen Dotters je nach der lediglich vom Zufall abhängigen Stellung der Eiaxe nach der Eiablage in den verschiedensten Richtungen längs der Eiperipherie erfolgen muss, so kann von irgend welchen für die Entwicklung bestimmter Körpertheile präformirten Stellen des unbefruchteten Eies keine Rede sein. Es ist dies ein weiterer Beweis für die unbedingte Isotropie der Eisubstanz und die rein epigenetische Entwicklung des Eies.

7. Dagegen ist es sehr wohl möglich am befruchteten Ei nach Erscheinen des grauen Feldes, die Richtungen des künftigen Embryos annähernd zu bestimmen. Durch die Symmetrieebene wird rechts und links geschieden: die untere Grenze des grauen Feldes entspricht der ersten Urmundanlage, das graue Feld selbst der Gegend der Kopfanlage.

8. Die erste Furche fällt unter normalen Verhältnissen nur deshalb so oft mit der Medianebene des Embryos zusammen, (resp. steht senkrecht auf ihr), weil die Spindel des Furchungskernes nach der Hertwig'schen Regel nur senkrecht zur Symmetrieebene (resp. in ihr) im dynamischen Gleichgewicht sich befindet, von einer causalen Bestimmung der Medianebene durch die erste Furche kann gar keine Rede sein.

9. Die Schwerkraft allein bestimmt unter den obwaltenden Bedingungen die Lage der Symmetrieebene und damit die Medianebene des künftigen Embryos. Wir sind daher durchaus berechtigt, der Schwerkraft die Rolle einer gestaltenden Ursache oder nothwendigen Bedingung zuzusprechen.

10. Wird die durch die Schwerkraft geschaffene Symmetrie im Laufe der Ontogenese wieder zerstört, so entstehen asymmetrische Missbildungen.

11. Durch Umkehr auf dem Zweizellenstadium in Plattencompression befindlicher Eier gelingt es nicht nur die Symmetrie des Eies und damit die Beziehungen der beiden ersten Blastomeren zu einander zu zerstören, sondern es werden oft auch in beiden Zellen neue Symmetrieebenen geschaffen. Da beide Abkömmlinge des Furchungskernes die Fähigkeit besitzen den ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, so entsteht in diesem Falle aus jeder Zelle ein ganzer Embryo, dessen einzelne Organe symmetrisch zu der neuen Symmetrieebene aufgebaut sind. Aus denselben Gründen erzielte Morgan (cit. nach Ziegler [71]) aus Ansticheiern, die auf dem Zweizellenstadium um 180 Grad gedreht wurden, Ganzembryonen, weil hier durch die Umdrehung und die ihr folgende Dotterumlagerung die Symmetrie des Eies und damit die Beziehungen der beiden Zellen zu einander zerstört, und in der unverletzten wie auch in der angestochenen Zelle eine neue Symmetrieebene geschaffen wurde. Dagegen entwickeln sich aus ungedrehten Ansticheiern, Halbembryonen, da hier die Entwicklungsfähigkeit des einen Kernes zwar herabgesetzt, resp. ganz aufgehoben ist, die Beziehungen des Dottermaterials der beiden Zellen zu einander aber nicht gestört worden sind.

12. Auf dem Vierzellenstadium ist die Cohäsion der Massen und der Reibungswiderstand durch die Zellwände zu gross, als dass die abnorm einwirkende Schwerkraft bis zum Eintritt der dritten Furche die Beziehungen zwischen den Zellen völlig zerstören und neue Symmetrieebenen in jeder der vier Zellen schaffen könnte. Es entstehen daher aus auf dem Vierzellenstadium gedrehten Zwangslageneiern keine Vierlinge, sondern nur asymmetrische Embryonen.

13. Da bei Pflüger'schen Zwangslageneiern die innere Druckspannung der Eier und damit die Cohäsion des Dotters eine grössere ist, als bei der Plattencompression, so entstehen aus Pflüger'schen Zwangslageneiern, die auf dem Zweizellenstadium umgedreht wurden, aus denselben Gründen, wie sie unter 12 angegeben sind, keine Zwillinge.

14. Nach dem Vierzellenstadium in Zwangslage abnorm angreifender Schwerkraft ausgesetzte Eier besitzen kein Mittel,

diesem destruirenden Einfluss zu begegnen, es können sich daher aus so behandelten Eiern niemals normale Embryonen entwickeln.

Wir stellen also den Roux'schen ersten zehn „Gestaltungsregeln" folgende entgegen:

§ 1. Das befruchtete Ei befindet sich kurz nach der Befruchtung in physiologischer Zwangslage.

§ 2. Die Schwerkraft allein schafft dem Ei seine kurz nach der Befruchtung auftretende Symmetrieebene und bestimmt damit die Medianebene des künftigen Embryo.

§ 3. Das häufige Zusammenfallen der Medianebene mit der Ebene der ersten Furchung ist nicht der Ausdruck eines „causalen Geschehens", sondern beide Ebenen werden unabhängig von einander, die eine durch die Form, die andere durch Form und Differenzirung des umhüllenden Protoplasmakörpers bestimmt. Die häufige Uebereinstimmung der beiden Ebenen beim Froschei ist eine Folge der bei polar differenzirten Eiern vorhandenen festen Beziehungen zwischen der Form und der Differenzirung des Eies.

§ 4. Es ist daher weder von typischen Richtungsbeziehungen zwischen den Ebenen der drei ersten Furchen und den Hauptrichtungen des Embryos, noch von einer Bestimmung der ersten Furche durch die Copulationsrichtung der Vorkerne die Rede.

§ 5. Die Arbeit, welche die Furchung zu leisten hat, besteht nur in der Zerkleinerung des Materials und der Vermehrung der Kerne; in welcher Weise und welcher Reihenfolge dies geschieht, ist für die „typische" Entwicklung gleichgiltig.

§ 6. Ebenso wie die erste vollziehen sich auch alle späteren Theilungen nach der Hertwig'schen Regel.

§ 7. Die untere Grenze des grauen Feldes entspricht der ersten Urmundanlage, das graue Feld selbst der Gegend der späteren Kopfanlage.

§ 8. Die Entwicklung erfolgt bei schiefer Zwangslage und unter Pressung nach genau denselben Gesetzen wie unter normalen Verhältnissen. Für das Vorhandensein eines Unterschiedes zwischen „typischer" und „atypischer" Entwicklung hat Roux auch nicht den geringsten Beweis erbracht.

§ 9. Die Eisubstanz ist völlig isotrop.

§ 10. Werden die Beziehungen der beiden ersten Blastomeren zu einander aufgehoben, sei es durch mechanische Isolirung derselben, sei es durch gänzliche Zerstörung ihrer symmetrischen Lage zu einander, so entsteht aus jeder derselben ein ganzer Embryo von halber Grösse.

§ 11. Wird die Symmetrie zwischen den ersten Furchungszellen zwar gestört, aber nicht völlig aufgehoben, so entstehen keine Mehrfachbildungen, sondern nur unsymmetrische Missbildungen.

§ 12. Gefurchte Eier, die genügend lange Zeit ungünstiger Schwerkraftswirkung ausgesetzt werden, erleiden so tiefgreifende Structurveränderungen, dass normale Larven aus ihnen nicht mehr entstehen können.

Zum Schlusse meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht Herrn Hofrath Prof. Dr. Wiedersheim für die Ueberlassung des Arbeitsplatzes, sowie der Hilfsmittel seines Institutes meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Keibel für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie die mannigfache Hilfe, die er mir durch Rath und That angedeihen liess, zu grossem Danke verpflichtet, den ich auch an dieser Stelle gern ausspreche.

Freiburg, 1. November 1901.

Literaturverzeichniss.

1. van Bambecke, Chr.: Recherches sur l'Embryologie des Batrachiens. Bull. de l'Acad. Roy. de Belg. Sér. 2, T. 41, 1876.
2. Derselbe: Nouvelles Recherches etc. Arch. de Biol. Vol. 1, 1878.
3. van Beneden, E. et Julin, Ch.: La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. Arch. de Biol. T. 5, 1894.
4. Born, G.: Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf das Froschei. Verh. der schl. Ges. für vaterl. Kultur. April 1884.
5. Derselbe: Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf das Froschei. Arch. für mikr. Anat. Bd. 24, 1884.
6. Derselbe: Ueber die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Tritoneier. Anat. Anz. Bd. 7, 1892.
7. Derselbe: Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. Bd. 8, 1893.
8. Derselbe: Neue Compressionsversuche am Froschei. 72. Jahresbericht d. schles. Ges. für vaterl. Kultur. 1894.

9. Boveri, Theodor: Ueber den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies. Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. 3, 1887.
10. Derselbe: Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. 1889.
11. Derselbe: Befruchtung. Referat in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1890.
12. Driesch, Hans: Entwicklungsmechanische Studien 1. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 53.
13. Herlitzka, Amadeo: Contributa allo studio della capacità evolutava dei due primi blastomeri nell uova di Triton. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 2, 1895.
14. Derselbe: Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone (Molge cristata). Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 4, 1887.
15. Hertwig, Oscar: Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. T. 2. Morphologische Jahrbücher III, 1877.
16. Derselbe: Einfluss der Schwere auf das Froschei. Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie der Zelle. Heft 2, Jena 1884.
17. Derselbe: Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschrift. 1884.
18. Derselbe: Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. Rede, Berlin. 1892.
19. Derselbe: Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 39, 1892.
20. Derselbe: Experimentelle Untersuchungen über die ersten Furchungen des Froscheies und ihre Beziehungen zur Organbildung des Embryo, Sitz. Ber. der Kgl. Preuss. Academie der Wissenschaften, phys.-math. Abth. 1893.
21. Derselbe: Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42, 1893.
22 Derselbe: Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. 1. Theil, Jena, 1893.
22a. Derselbe: Die Zelle und die Gewebe. 2. Theil. Jena, 1898.
23. Derselbe: Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1 u. 2. Jena, 1894.
24. Derselbe: Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. 4. Ueber einige durch Centrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufenen Veränderungen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 53, 1898.
25. Kathariner, L.: Ueber die bedingte Unabhängigkeit der Entwicklung der polar differenzirten Eier von der Schwerkraft. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organism. Bd. 12, 1901.
26. Kopsch, Friedrich. Beiträge zur Gastrulation beim Axoloth und Froschei. Verh. d. anat. Ges. zu Basel. 1895.
27. Derselbe: Ueber Zellenbewegungen während des Gastrulationsprocesses an den Eiern des Axolotls und des Grasfrosches. Sitz. Ber. der Ges. naturforschender Freunde. Berlin, 1895.

28. Derselbe: Ueber das Verhalten der embryonalen Axen zu den drei ersten Furchen des Froscheies. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. 7, 1909.
29. Lwoff, Basilius: Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda dorsalis und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. Bull. de la Soc. Imp. des nat. de Moscou, 1894.
30. Morgan, T. H. und Umé Tsuda: The orientation of the frogsegg. Quat. Journ. of micr sc., Vol. 35, No. 5, 1894.
31. Moszkowski, Max: Ueber die Richtungskörperbildung bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59, 1901
32. Newport, G.: On the impregnation of the ovum in the amphibia. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London. 1853/54.
33. Pflüger, E.: Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und die Entwicklung des Embryos. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 31, 1883.
34. Derselbe: Ueber den Einfluss der Schwerkraft etc. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 32, 1883.
35. Derselbe: Ueber den Einfluss der Schwerkraft etc. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 34, 1884.
36. Rauber, A.: Schwerkraftsversuche am Forellenei. Ber. der Naturforscher-Ges. zu Leipzig. 12, 2, 1884.
37. Roux, Wilhelm: Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryos. Leipzig, Verl. von W. Engelmann, Juni 1883 (Ges. Abh. Bd. 2, pag. 95—124).
38. Derselbe: Beitrag 2 zur Entwicklungsmechanik der Organismen. Ueber die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Bresl. ärztl. Zeitschr. v. 22. März 1884 (Ges. Abh. Bd. 2, pag. 256—276).
39. Derselbe: Beitrag 3. Ueber die Bestimmungen der Hauptrichtungen des Froschembryos im Ei und über die erste Theilung des Froscheies. Bresl. ärztl. Zeitschr. No. 6—9, März, April 1885 (Ges. Abh. Bd. 2, pag. 277—343).
40. Derselbe: Beitrag 1. Zur Orientirung über einige Probleme der embryologischen Entwicklung. Zeitschrift für Biologie, München, Juli 1885 (Ges. Abh. Bd. 2 pag. 144—255).
41. Derselbe: Beitrag 4. Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29, Februar 1887 (Ges. Abh. Bd. 2, pag. 344—418).
42. Derselbe: Referat zu O. Schultzes Arbeit: Ueber die erste Entwicklung des braunen Grasfrosches Biol. Centralblatt Bd. 7 Nr. 14, Sept. 1887.
43. Derselbe: Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. Ber. der anat. Ges. über die Versamml. zu Würzburg Mai 1888, Anat. Anz. Bd. 3, Nr. 23 (Ges. Abh. Bd. 2 pag. 522 bis 538).
44. Derselbe: Ueber die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zur Organbildung des Embryos. Anat. Anz. Bd. 8 1893 (Ges. Abh. Bd. 2 pag. 920—926).

45. Derselbe: Ueber richtende und qualitative Wechselbeziehung zwischen Zellleib und Zellkern. Zool. Anz. Nr. 432, 1893 (Ges. Abh. Bd. 2, pag. 927—939, mit Anhang. Ber. über den Anatomencongress 1894).
46. Derselbe: Beitrag 7. Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet 1893 (Ges. Abh. Bd 2 pag. 818—871).
47. Derselbe: Die Methoden zur Hervorbringung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehungen der ersten Furchungszellen zur Medianebene des Embryo. Anat. Anz. Bd. 9 1894 (Ges. Abh. Bd. 2 pag. 940—986).
48. Derselbe: Nachwort zu Band 2 der Ges. Abh. und Zusammenfassung (Regeln und gestaltende Wirkungsweisen). Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig, W. Engelmann 1895 Bd. 2 (pag. 996—1033).
49. Derselbe: Bemerkungen zu O. Schultze's neuen Rotationsversuchen an Froscheiern. Arch. für Entwicklungsmechanik der Organismen Bd. 5 1897.
50. Derselbe: Bemerkungen zu O. Schultze's Arbeit über die Nothwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo, sowie der normalen Gravitationswirkung zur Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 9, 1900.
51. Derselbe: Berichtigung zu O. Schultze's Arbeit: Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlaufe der Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 9, 1900.
52. Seliger: Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jena, 1885.
53. Schultze, Oscar: Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. Gratulationsschrift für Kölliker, Leipzig 1887.
54. Derselbe: Ueber Axenbestimmung des Froschembryos. Biol. Centralbl. Bd. 7, Nr. 19, 1887.
55. Derselbe: Untersuchungen über Reifung und Befruchtung des Amphibieneies Zeitschr. für wissensch. Zoologie Bd. 45, 1887.
56. Derselbe: Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Würzburger Habilitationsschrift 1888.
57. Derselbe: Ueber die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies Verh. der phys. med. Ges. zu Würzburg N. F. 23, 1889.
58. Derselbe: Ueber die unbedingte Abhängigkeit normaler thierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verh. der Anat. Ges. Bd. 8, 1894.
59. Derselbe: Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung. Verh. d. phys. med. Ges. zu Würzburg N. F. 28, 1894.
60. Derselbe: Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 1, 1895.
61. Derselbe: Neue Untersuchungen über die Nothwendigkeit der richtenden Wirkung der Schwerkraft. Sitz. Ber. der phys. med. Ges. zu Würzburg N. F. 31, 1897.

62. Derselbe: Zur Frage von der Entwicklung der Doppelbildungen. Centralblatt für allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie Bd. 10, 1899.

63. Derselbe: Ueber die Nothwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 55, 1900.

64. Derselbe: Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Laufe der Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55, 1900.

65. Derselbe: Zur Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwicklung des thierischen Embryos. Arch f. mikr. Anat. Bd. 56, 1900.

66. Sobotta, J.: Die Furchung des Wirbelthiereies. Referat in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 6, 1896.

67. Tonkoff, W.: Experimentelle Erzeugung von Doppelbildungen bei Triton. Sitz. Ber. d. Kgl. Pr. Acad. d. Wiss. Berlin 36, 1900.

68. Wetzel, Georg: Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmissbildungen von Rana fusca. Berl. Doctordissertation 1896.

69. Derselbe: Ueber die Bedeutung der circulären Furche in der Entwicklung der Schultze'schen Doppelmissbildungen von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46, 1896.

70. Ziegler, Heinr., Ernst: Furchung des Eies bei Pressung. Verh. d. anat. Ges. zu Strassburg, Mai 1894.

71. Ziegler, Kurt: Zur Postgenerationsfrage. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. 1901.

Aus dem physiologischen Institute der Universität Jena.

Zur Kenntniss der Knorpelkapseln und Chondrinballen des hyalinen Knorpels.

Von
P. Morawitz.

Hierzu Tafel IV.

Seitdem die histologische Forschung um die Mitte des vorigen Jahrhunderts unter dem Einflusse der Zellenlehre in schneller Weise sich zu entwickeln begann, hat sich das Interesse der Forscher stets in hohem Grade dem Studium des Knorpelgewebes, vor Allem des Hyalinknorpels, zugewandt, der durch seinen Mangel an Blutgefässen, die scheinbar homogene Beschaffenheit der Zwischensubstanz und durch die Bildung der sogenannten Knorpelkapseln vieles bot, wodurch er sich charakteristischer Weise von allen übrigen thierischen Geweben unterschied. Trotz der zahlreichen, über Knorpelkapseln erschienenen Arbeiten ist bisher eine vollkommene Einigung über das, was eigentlich so zu bezeichnen ist, nicht erreicht worden, was um so mehr zu bedauern ist, als es sich hier, wie wir sehen werden, nicht nur um morphologisch, sondern auch um physiologisch sehr interessante Differenzirungen handelt.

Häufig sieht man bei ganz frisch untersuchten Hyalinknorpeln, namentlich bei solchen, wo die Zellen in Gruppen liegen, dass um dieselben ziemlich gleichbreite helle Höfe verlaufen, die entweder einen einfachen Ring darstellen, oder aus mehreren concentrischen Ringen zusammengesetzt sind. In diesen Höfen bietet sich der optische Querschnitt von Schalen dar, die um die Knorpelzellen angeordnet sind. Es sind die sogenannten Membranen der Knorpelzellen oder die Knorpelkapseln der Autoren (Rollett 1).

Es besteht, wie es scheint, bezüglich dessen, was als Knorpelkapsel anzusehen ist, eine ziemliche Verwirrung, die aus einer Zeit stammt, wo eine Zellenmembran noch als ein wesentliches Attribut einer Zelle angesehen wurde. Einen scharfen Ausdruck erhält diese Auffassung noch in der neuesten Auflage von v. Kölliker's (2) Handbuch der Gewebelehre.

Hier heisst es von den Knorpelzellen: „Eine Membran ist anfänglich an denselben nicht sichtbar, später jedoch tritt bei Säugethieren an den meisten Orten eine deutliche Zellmembran auf, die sogenannte Knorpelkapsel, welche in demselben Verhältniss zum Inhalt der Knorpelzelle oder dem früheren Protoplasten steht, wie die Cellulosemembran der Pflanzenzellen zum Inhalt derselben. Man hat daher an den Knorpelzellen 2 Theile zu unterscheiden: 1. den Inhalt oder den Protoplasten (die eigentl. Knorpelzelle), ein zartes membranloses Gebilde aus meist hellem Protoplasma und einem Kern bestehend, und 2. die äussere Zellmembran oder die Knorpelkapsel, eine durch Ausscheidung des Protoplasten gebildete feste, helle oder gelbliche Lage, welche diesen dicht umgiebt und durch fortgesetzte Ausscheidungen des Protoplasten, die an ihrer innern Oberfläche sich ansetzen, ein geschichtetes Aussehen und eine sehr bedeutende Dicke erlangen kann."

Eine so scharfe Trennung zwischen Zellmembran (Knorpelkapsel) und Intercellularsubstanz (Grundsubstanz) zu machen, dürfte um so weniger gerathen sein, als sich eine Zellmembran in vielen Fällen gar nicht nachweisen lässt, in andern wieder nur die Knorpelkapseln als Zwischensubstanz vorhanden sind. Es giebt Formen des Hyalinknorpels, wo jeder einzelnen Zelle ein bestimmtes Territorium der Grundsubstanz entspricht, und diese daher nur aus Knorpelkapseln besteht. So hat z. B. Schaffer (3) gezeigt, dass die dicken Kapseln des Kopfknorpels von Ammocoetes nur durch schmale Streifen von Zwischensubstanz verbunden sind, die sich durch Eosinfärbung deutlich darstellen lassen.

Vielleicht hat die Ungleichheit in der Ausbildung der Kapseln in verschiedenen Knorpeln dazu beigetragen, dass die Anschauungen der Autoren über das Verhältniss zwischen Kapseln und Zwischensubstanz von jeher weit auseinandergingen. Während einige Autoren, vor Allem Henle (4), die ganze Grundsubstanz des Knorpels als Zwischensubstanz ansahen und ein Vorkommen von Kapseln überhaupt leugneten, vertraten Remak (5), Fürstenberg (6) und Heidenhain (7) den gerade entgegengesetzten Standpunkt, nämlich dass sich im Knorpel nirgends echte Zwischensubstanz fände, sondern dass die Grundsubstanz ganz und gar aus verschmolzenen Knorpelkapseln hervorgegangen

sei. Diese Ansicht stützte Heidenhain durch Befunde, die er erhielt, wenn er Knorpel längere Zeit bei 35—40° R. in Wasser digerirte oder mit einer Mischung von Salpetersäure und chlorsaurem Kali behandelte. Es gelang ihm auf diese Weise die ganze Grundsubstanz in einzelne, um die Zellen angeordnete Territorien zu zerlegen, wie es auch Fürstenberg in ähnlicher Weise durch Verwendung von Chromsäure erreicht hatte. Auch Rollett (l. c.) hat sich in diesem Sinne über die Struktur des Hyalinknorpels geäussert: „Die Zerlegbarkeit der Grundsubstanz des Hyalinknorpels in Kapseln verschiedener Ordnung oder Zellterritorien, wie man sich auch ausgedrückt hat, zeigt, dass wir uns jene Substanz nicht als einen zwischen den Zellen erhärteten Erguss einer formlosen Intercellularsubstanz vorstellen können." Diese Resultate sind freilich nicht unwidersprochen geblieben; so konnte Tillmann's (8) durch Verwendung von Kühne's Trypsinverdauung die Grundsubstanz des Knorpels zwar in zahlreiche Fibrillen zerlegen, erhielt aber nie Bilder, die den von Heidenhain beschriebenen entsprachen.

Es erscheint zweckmässig, mit Schiefferdecker (9) zwischen primären Knorpelkapseln im Sinne Heidenhain's und Fürstenberg's und sekundären eine Trennung durchzuführen. Schiefferdecker ist der Ansicht, dass diejenigen Partieen der primären Knorpelkapseln, die den Zellen am meisten genähert sind, als die nächsten und jüngsten dem Einfluss des Zellstoffwechsels am meisten ausgesetzt sind, und es daher nicht überraschen kann, wenn dieselben sich optisch oder Farbstoffen gegenüber anders verhalten, als die entfernteren Partieen, zumal wenn die Grundsubstanz eine bedeutende Mächtigkeit besitzt. Die auf diese Weise entstehenden sekundären Knorpelkapseln sind im fötalen und kindlichen Knorpel nicht deutlich sichtbar, treten aber schon im jugendlichen Alter hervor, um später immer mehr an Dicke zuzunehmen.

Es lag die Vermuthung nahe, dass die sekundären Knorpelkapseln sich auch chemisch von der übrigen Grundsubstanz unterschieden, dass der optischen Differenzirung auch eine chemische zu Grunde lag.

Bis vor etwa 10 Jahren war die chemische Zusammensetzung des Knorpels ausserordentlich wenig bekannt. Allerdings hatte schon Johannes Müller (10) im Jahre 1836 festgestelt,

dass der Knorpel bei 15stündigem Kochen in Wasser eine leimähnliche Lösung gebe, die sich vielfach von einer echten Knochenleimlösung unterscheide. Müller bezeichnete diesen Knorpelleim als Chondrin und sah ihn als eine einheitliche Substanz an. Verschiedene Forscher, wie Mulder (11), Vogel (12), Schröder (13), Scherer (14) und v. Mehring (15) haben später vollständige Elementaranalysen des Chondrins angegeben. Es ist ein Verdienst Boedeckers (16), gefunden zu haben, dass der Knorpelleim beim Sieden mit verdünnten Mineralsäuren eine — alkalische Kupferlösung reducirende — Substanz giebt, die er als mit dem Traubenzucker identisch ansah, während de Bary (17) sie als eine linksdrehende Zuckerart beschrieb. Die alte Anschauung von der Einheitlichkeit des Chondrins wurde, 40 Jahre nach Entdeckung desselben, durch Morochowetz (18) bestritten, indem dieser Autor das Chondrin als ein mechanisches Gemenge von Glutin und Mucin auffasste, da er bei Digestion verschiedener hyaliner Knorpel mit verdünnten Alkalien in der Digestionsflüssigkeit eine Substanz erhielt, die er als Mucin ansprach, während sich beim Kochen des Digestionsrückstandes reines Glutin in Lösung vorfand. Hier setzten die ausserordentlich werthvollen, auf Anregung Hammarstens unternommenen Untersuchungen von Mörner (19) ein, dem ich in der Darstellung des historischen Theiles im Wesentlichen gefolgt bin. Es gelang ihm, aus dem Trachealknorpel des Rindes eine Reihe von Substanzen herzustellen, deren Eigenschaften ich hier kurz skizziren muss. Die erste dieser Verbindungen, des Chondromukoid, stellt nach Mörner eine N haltige Substanz dar, von deutlich saurer Reaction, die in destillirtem Wasser unlöslich ist, sich dagegen in leicht alkalischer Flüssigkeit löst. Sie giebt deutlich Millon's und Adamciewic's Reaction, sowie die Xanthoproteïnprobe. Nach Kochen mit 5 % Salzsäure scheidet sie aus einer alkalischen Kupferlösung reichlich Kupferoxydul aus. Besonders bemerkenswerth ist der grosse S Gehalt des Chondromukoid; der S ist zum grossen Theil in ätherschwefelsäureähnlicher Form enthalten. Durch Kochen mit verdünnter Mineralsäure wird das Chondromukoid in Albuminat, eine peptonähnliche Substanz, freie Schwefelsäure und Chondroitsäure gespalten. Letztere Substanz, die man auch direkt aus dem Knorpel herstellen kann, reagirt stark sauer und

enthält N und S, giebt aber keine Eiweissreaktionen und löst sich in Wasser leicht zu einer klebrigen Flüssigkeit. Nach kurzem Kochen mit Salzsäure fällt auch hier die Trommer'sche Probe positiv aus. Der ganze SGehalt ist in der Chondroitsäure in ätherschwefelsäureähnlicher Bindung enthalten. Auch reines Glutin lässt sich nach Mörner aus dem Knorpel darstellen, das — von der Chondroitsäure und dem Chondromukoid isolirt — sich nur durch seinen geringen NGehalt vom Knochenleim unterscheidet. Die vierte Substanz endlich, das Albumoid, ist gegen Säuren und Alkalien ausserordentlich widerstandsfähig und wird daher bei Behandlung des Knorpels mit verschiedenen Lösungsmitteln als Rückstand erhalten. Sie zeigt in ausgeprägter Weise sämmtliche Eiweissreaktionen.

Kurze Zeit nach Mörner veröffentlichte Schmiedeberg (20) seine grundlegenden Untersuchungen über die Zusammensetzung des Knorpels, die eine vollständige Lösung dieses so ausserordentlich schwierigen Problems brachten. Schmiedeberg lehrte uns als charakteristischen Bestandtheil des Hyalinknorpels die Chondroitinschwefelsäure kennen, eine Aetherschwefelsäure, die im Chondrin (Knorpelleim) als Glutinchondrin — also mit Leim verbunden — enthalten ist. Auch die Herstellung der reducirenden Substanz gelang Schmiedeberg, indem er zeigte, dass sich aus der Chondroitinschwefelsäure durch ein komplicirtes Verfahren das Chondroitin herstellen lässt, das durch Kochen mit verdünnten Mineralsäuren in Chondrosin zerlegt wird. Das Chondrosin reducirt Kupfersulfat in alkalischer Lösung und kann durch hydrolytische Aufspaltung in Glykuronsäure und Glykosamin übergeführt werden. Schmiedeberg macht darauf aufmerksam, dass der Stickstoff im Molekül des Chondroitin in derselben Weise gebunden sei, wie im Chitin, und dass durch das Glykosamin die Brücke vom Chitin, dieser merkwürdigen, chemisch bisher isolirt dastehenden Stützsubstanz, zum Knorpel geschlagen sei. — Man sieht, dass Schmiedeberg's Arbeiten im wesentlichen eine Bestätigung und Erweiterung der Untersuchungen Mörner's enthalten, es ist jedoch zu bemerken, dass Schmiedeberg das Albumoid garnicht erwähnt und vom Chondromukoid nur so viel bemerkt, dass es als besondere Verbindung der Chondroitinschwefelsäure von Mörner dargestellt sei.

Ein Hauptverdienst der Arbeit des letzteren liegt darin, dass er die auf chemischem Wege von ihm gefundenen Substanzen auch histo-chemisch zu lokalisiren versuchte. Er hatte nämlich durch bestimmte Färbungsmethoden sehr charakteristische Differenzirungen innerhalb der Grundsubstanz des Rindertrachealknorpels darstellen können, und zwar waren es folgende Farbstoffe: Indigoblau, Tropäolin, Anilinroth und Methylviolett, ferner Eisenchlorid mit Ferrocyankalium. Behandelte er dünne Knorpelschnitte mit passend zubereiteten Lösungen dieser Farbstoffe und entfärbte er darauf, so zeigte sich, dass bald die Umgebung der Zellen, die im Knorpel erwachsener Rinder in kleinen Nestern beisammenliegen, sich ausserordentlich intensiv gefärbt hatte, während die übrige Grundsubstanz farblos erschien (Anilinroth, Methylviolett, Eisenchlorid mit Ferrocyankalium), bald (bei Färbung mit Indigoblau und Tropäolin) die Umgebung der Zellen farblos blieb, während die dazwischen gelegene Grundsubstanz in Form eines zierlichen Balkennetzes stark gefärbt hervortrat. Die um die Zellen angeordneten, sich mit Anilinroth und Methylviolett intensiv färbenden, rundlichen Felder fasst Mörner als die optischen Querschnitte kugliger oder ovoider Bildungen auf und bezeichnet sie als Chondrinballen, da er Grund hatte anzunehmen, dass die von ihm dargestellte Chondroitsäure (Schmiedebergs Chondroitinschwefelsäure) sowie das Chondromukoid in diesen Ballen lokalisirt sei.

Es sei hier gleich bemerkt, dass Mörner nicht als erster derartige Bilder beobachtete: so hatte Landois (21) mit Anilinroth Höfe um die Zellen dargestellt, die offenbar mit den Mörner'schen Chondrinballen übereinstimmen, die jedoch Landois anders deutete. Ferner war es auch Spina (22), Fürbringer (23) und Flesch (24) gelungen durch Hämatoxylin-Anilinfärbung differenzirte Färbungen der Grundsubstanz zu erhalten.

Wolters (25), der die histologischen Befunde Mörner's nachgeprüft hat, konnte sie im Wesentlichen bestätigen; da er sich aber über den Zusammenhang resp. die Identität der Chondrinballen mit den Knorpelkapseln nicht ausspricht, ebensowenig auch über die chemische Zusammensetzung derselben, und im Lehrbuche von Schiefferdecker und Kossel (l. c.) es als

zweifelhaft bezeichnet wird, inwieweit die Chondrinballen mit den Knorpelkapseln identisch seien, so machte ich auf Anregung von Herrn Professor Biedermann den Versuch, über diese beiden Punkte soweit wie möglich in's Klare zu kommen.

Zur Darstellung der Chondrinballen und des Balkennetzes richtete ich mich nach den von Mörner angegebenen Vorschriften, die hier kurz aufgeführt werden mögen. Ich will vorher bemerken, dass sämmtliche Farbstoffe (von Grübler-Leipzig bezogen) als Wasserlösungen verwendet werden.

I. Färbung des Balkennetzes.

a. Die Knorpelschnitte werden in eine concentrirte 2—3% Tropäolinlösung (Tropäolin 000 No. 2, von Schuchhardt) eingetragen. Nach ½—1 Stunde werden sie in Wasser gebracht und ausgewaschen, bis das Balkennetz allein in orangegelber Farbe hervortritt.

b. Färbung mit einer concentrirten 4—5% Lösung von indigschwefelsaurem Kali. Einwirkungsdauer einige Minuten. Sonst wie a. Balkennetz blau.

II. Färbung der Chondrinballen.

a. Behandlung der Schnitte während ½—2 Minuten mit einer 0,15% oder etwas stärkeren Methylviolettlösung. Nach kurzem Auswaschen in Wasser Entfärbung in 10% Essigsäure, bis allein die Chondrinballen noch violett gefärbt sind.

b. Färbung mit Anilinroth (0,15%), sonst wie a. Chondrinballen roth.

Die Färbung mit Eisenchlorid-Ferrocyankalium wurde nicht angewandt, da genauere Angaben über Concentration der Reagentien fehlen und Versuche zu nicht sehr befriedigenden Resultaten führten. Warum jedoch Wolter's mit Indigoblau keine deutliche Differenzirung erhalten hat, ist mir unverständlich, da die Färbung stets gelingt (vergl. Fig. 1). Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass in Alcohol aufgehobener Knorpel sich gegen die Farbstoffe wie frischer verhält, verwandte ich zur Färbung stets Material, das in 96% Alcohol konservirt war.

Durch Doppelfärbungen, die man in verschiedener Weise variiren kann, erhält man im Tracheal- und Kehlkopfknorpel erwachsener Rinder in der That sehr deutliche und farben-

prächtige Bilder, die durchaus den allerdings etwas schematisch gehaltenen Abbildungen Mörner's entsprechen.

Ausser dem Tracheal- und Kehlkopfknorpel hat Mörner nur wenige andere Knorpelarten auf ihr Verhalten gegen die Chondrinballenfärbung geprüft: so stellte er fest, dass der Nasenflügelknorpel des Rindes, der Gelenkknorpel des Froschschenkels sowie auch der Tracheal- und Kehlkopfknorpel des Kalbes von einer derartigen Differenzirung nichts erkennen lassen, sondern sich ganz diffus färben. Die Untersuchung verschiedener Knorpel wurde von Wolters mittelst der Mörner'schen Färbungen weiter ausgedehnt. Er fand, dass der Gelenkknorpel erwachsener Rinder nichts von einer Chondrinballenbildung zeigt, ebensowenig die Knorpel eines Rinderembryo und eines 6jährigen Kindes, während beim Kalbe nur der Aryknorpel eine deutliche Chondrinballenbildung ergab. Die Knorpel erwachsener Menschen verhielten sich genau so, wie die des Rindes. Gelenkknorpel und Nasenscheidewand zeigten den Mörner'schen Farbstoffen gegenüber keine Differenzirung, während Rippen-, Tracheal- und Kehlkopfknorpel eine deutliche positive Färbung darboten.

Durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Professor Maurer, Direktor des anatomischen Instituts, wurde mir eine grosse Anzahl menschlicher Knorpel zur Verfügung gestellt, an denen ich die Befunde von Wolters vollkommen bestätigen konnte. Hinzufügen möchte ich nur, dass ich auch am Ohrknorpel keine Spur von Chondrinballenfärbung nachweisen konnte und möchte bemerken, dass im Gelenkknorpel auch nicht einmal eine undeutliche Differenzirungsfärbung auftritt, wie Schiefferdecker angiebt. Ferner wurden noch die knorpeligen, im Verknöchern begriffenen Theile der Scapula eines Pferdes und Rindes untersucht, die ebenfalls in exquisiter Weise die geschilderte Färbung aufweisen, sowie die Knorpel eines ca. 1jährigen Kaninchens und einer Katze desselben Alters. Bei letzteren ist es nicht leicht, ein sicheres Urtheil abzugeben, da die Zellen — namentlich im Tracheal- und Kehlkopfknorpel — ausserordentlich dicht in Strängen beisammen liegen und die Zwischensubstanz sehr zurücktritt. Im Rippenknorpel dagegen ordnen sich die Zellen hier und da zu kleinen Nestern an, und dort fand ich, namentlich in der Nähe der Ossificationsgrenze eine, allerdings nicht sehr deutliche, Chondrinballenfärbung, während dieselbe im

Gelenk- und Nasenscheidewandknorpel derselben Thiere, in welch letzterem die Zellen auch schon in grösseren Nestern vereinigt erschienen, vermisst wurde.

Ueberblickt man nach diesen Bemerkungen diejenigen Knorpelarten, welche die Mörner'sche Färbung aufweisen, so fällt in erster Linie auf, dass die Färbung nur an Knorpeln älterer Individuen gelingt, und zwar auch nur an denen, die schon physiologischer Weise früh eine Altersveränderung eingehen. Dieselbe drückt sich schon in Form und Anordnung der Zellen aus: während im Gelenkknorpel älterer Personen die Zellen ziemlich diffus vertheilt sind und vielfach noch eine spindlige Gestalt zeigen, wie sie den Zellenleibern jugendlicher Knorpel eigen ist, liegen in den centralen Partieen des Rippenknorpels die Zellen zu 3—6 in einer breiten gemeinschaftlichen Kapsel beisammen, oft sieht man auch, dass jede einzelne Zelle für sich noch von einer besonderen Kapsel umgeben ist. Es erinnert das an die Beobachtung Ranvier's (26), der bei Säugethierembryonen in der Nähe der Ossificationsgrenze jede Knorpelzelle von einer primären, je zwei von einer sekundären und eine Gruppe von einer tertiären Kapsel umgeben fand. Gegen das Perichondrium schneidet die gruppen- und kapselführende Schicht scharf ab, nach aussen von ihr zeigen die Zellen mehr jugendlichen Charakter, je näher dem Perichondrium, desto mehr ähneln sie spindligen Bindegewebszellen, sie liegen einzeln und gehen schliesslich so allmählich in das Perichondrium über, dass man von einer scharfen Grenze kaum sprechen kann. Man kann an diesem Knorpel, wie Rheiner (27) gethan hat, 3 Zonen unterscheiden, die periphere mit einzelnen jugendlichen Zellen von platter Gestalt, die intermediäre, in der die Zellen oft schon zu mehreren vereint liegen und ein rundliches Aussehen darbieten, endlich die centrale, wo die Zellen grössere Gruppen bilden. Da wir eine vorzügliche Beschreibung des Rippenknorpels und seiner Altersveränderungen von Freund (28) besitzen, so habe ich in erster Linie den Rippenknorpel als Untersuchungsobjekt berücksichtigt. Man kann sich mit Freund leicht überzeugen, dass die Altersveränderungen in der centralen Zone beginnen: man findet zunächst in der Balkensubstanz eine körnige Trübung, die auf Fetteinlagerung zurückzuführen ist, zugleich mit derselben und zuweilen schon im jugendlichen Alter verfällt

die zwischen den Kapseln befindliche Balkensubstanz der Asbestveränderung, es bilden sich die bekannten rigiden, groben Fasern, die zunächst die Knorpelkapseln verschonen und, wie man an geeigneten Schnitten sehen kann, mit einem scharf begrenzten Rand an der Kapsel aufhören. Später greift die Zerfaserung auch auf die Kapseln über, durch den Zug der Fasern nehmen die Zellen vielfach wieder eine längliche Gestalt an. Untersucht man Präparate von älteren Personen, z. B. den noch nicht verknöcherten Rippenknorpel eines ca. 60 jährigen Mannes, wo die Verkalkung jedoch schon in den centralen Partieen begonnen hat, so sieht man, dass die im durchfallenden Licht dunkel erscheinenden Kalkkörnchen sich spindelförmig um die Zellen anordnen und zwar etwa in dem Bezirk, der der früheren Kapsel entspricht. Färbt man einen Schnitt vom Rippenknorpel, wie er soeben beschrieben worden ist, nach Mörner mit Anilinroth, so kann man sich leicht überzeugen, dass die Bildungen, die uns am ungefärbten Präparat als Kapseln oder Höfe entgegentraten, nichts Anderes sind, als die Mörner'schen Chondrinballen. Das kann man dadurch prüfen, dass man den Schnitt unter dem Mikroskop mit Alcohol absolutus oder Salzsäure entfärbt, wodurch die Grenzen der Kapseln gegen das Balkennetz wieder deutlich hervortreten. Ebenso stimmen auch die Chondrinballen in ihrer Grösse, die übrigens bei verschiedenen Individuen desselben Alters beträchtlich zu variiren scheint, genau mit den Kapseln überein. Demnach schien die Frage, ob die Chondrinballen Mörner's und die Kapseln der älteren Autoren identisch seien, in bejahendem Sinne gelöst. Doch bei der Untersuchung des Nasenscheidewandknorpels von demselben 60 jährigen Individuum zeigte sich, dass auch dort die Zellen in dichtgedrängten Gruppen von einer sehr dicken geschichteten Kapsel umschlossen in der Grundsubstanz liegen, so dass am ungefärbten Präparat eine wenigstens an vielen Stellen hervorstechende Aehnlichkeit mit den centralen Partieen des Rippenknorpels erkennbar wird, wenn auch die Gruppen hier zellreicher sind, als in der Rippe. Und doch ergiebt die Färbung der Nasenscheidewand nach Mörner, wie oben bereits erwähnt, ein absolut negatives Resultat.

Es erscheint daher nicht statthaft die am ungefärbten Präparat sichtbaren Kapseln und die Chondrinballen schlechthin zu identificiren; immerhin kann eingewendet werden, dass

wenigstens in denjenigen Knorpeln, die überhaupt die Mörner'sche Färbung zeigen, ein derartiges Verfahren am Platze sei. In der That habe ich auch oben zu zeigen gesucht, dass dieses in einzelnen Fällen richtig ist. Dass es jedoch nicht immer zutrifft, darüber gaben weitere mikrochemische und tinktorielle Untersuchungen Aufschluss.

Mörner nimmt an, dass die Chondrinballenfärbung durch zwei innerhalb der Chondrinballen lokalisirte Substanzen, die Chondroitsäure (Chondroitinschwefelsäure) und das Chondromukoid bedingt sei. Das Chondromukoid, das im gequollenen Zustande einen beträchtlichen Theil der Chondrinballen ausmachen soll, kann nach zwei Methoden dargestellt werden:

1. Der zerkleinerte Knorpel wird mit äther- oder thymolhaltigem Wasser bei 40° einige Tage hindurch digerirt. Es gehen dabei Chondromukoid und Chondroitsäure in Lösung.

2. Feine Knorpelspäne werden nach kurzer Extraction mit destill. Wasser bei 40° mit 0,1—0,2 % Salzsäure bei derselben Temperatur digerirt, wobei das in allen Theilen der Grundsubstanz enthaltene Collagen als Glutin in Lösung geht. Nach Waschen mit Wasser von 40° werden die Knorpelspäne in 0,05 — 0,1 % Kalilauge gebracht, die das Chondromukoid herauslöst, während das Albumoid, die Substanz des Balkennetzes, zurückbleibt.

Wird der zerkleinerte Knorpel mehrere Tage bei Zimmertemperatur mit 2—5 % Kalillauge digerirt, so geht die Chondroitsäure nebst einem Theile des Collagen und Albumoid in Lösung.

Ich unternahm es nun, die von Mörner nur kurz beschriebenen, unter der Einwirkung verschiedener Chemikalien entstehenden histologischen Veränderungen zu untersuchen, sowie das Verhalten, das die so behandelte Knorpelsubstanz den Mörner'schen Färbungen gegenüber zeigt.

Verhalten dünner, mit dem Rasirmesser erhaltener Schnitte vom Rippenknorpel älterer Individuen gegen:

1. verdünnte Kalilauge (2—5 %) bei Zimmertemperatur (s. Mörners Methode zur Darstellung der Chondroitsäure). Nach einigen Tagen untersucht, zeigt das ungefärbte Präparat ein sehr deutliches Hervortreten der Chondrinballen (oder Kapseln). Es gelingt jedoch ihre Färbung mit Anilinroth auch an ganz

sorgfältig ausgewaschenen Schnitten nicht mehr, vielmehr färbt sich das Balkennetz intensiver als die Ballen, so dass die Färbung umgekehrt erscheint, jedoch nur bei kurzer Einwirkung der entfärbenden Essigsäure. Lässt man dieselbe so lange einwirken, wie auf ein gewöhnliches Präpart zur Darstellung der Chondrinballen, so entfärbt sich schliesslich auch das Balkennetz und der Schnitt ist ganz farblos. Nach etwa einwöchentlicher Einwirkung der Kalilauge sind die Chondrinballen vollständig verschwunden und nur das Balkennetz zurückgeblieben, das mit seinen zahlreichen runden und ovalen Löchern, die den Chondrinballen entsprechen, entfernt an das zierlich durchbrochene Kieselskelett mancher Radiolarien erinnert. Schneller erfolgt die Auflösung der Ballen bei 50° (s. Fig. 2).

2. Concentrirte Kalilauge im hohlen Objektträger bei Zimmertemperatur. Es zerfällt in 24 — 28 Stunden der Schnitt zu einem Detritus. An einigen Stellen jedoch tritt noch das Balkennetz hervor, das der Behandlung länger widersteht.

3. 25 % Salzsäure im hohlen Objektträger bei Zimmertemperatur. Die Chondrinballen sind am ungefärbten Präparat nach 24 Stunden deutlich sichtbar. Färbung nach Mörner mit Anilinroth ergiebt dasselbe Resultat wie bei 1, die Färbung der Ballen gelingt also nicht. Setzt man einen Schnitt 24 Stunden hindurch im hohlen Objektträger und feuchter Kammer einer Temperatur von 40° aus, so sind die Ballen sämmtlich herausgelöst, aber auch das zurückgebliebene Balkennetz zeigt vom Rande her Spuren der Auflösung.

4. Auch die zweite, von Mörner zur Lösung des Chondromukoid angegebene Methode (0,1—0,2 % Salzsäure, Auswaschen, 0,05—0,1 % Kalilauge bei 40°) liefert, wenn die Reagentien je einige Tage einwirken, Präparate, die nur noch aus dem Balkennetze bestehen.

5. Setzt man zu einem 24 Stunden mit 25 % Salzsäure bei Zimmertemperatur behandelten Schnitt nach sorgfältigem Auswaschen in destillirtem Wasser unter dem Mikroskop vom Rande her concentr. Kalilauge hinzu, so sieht man, dass die Chondrinballen bald zu grobkörnigen oder sogar tröpfchenartig aussehenden Detritusmassen von starkem Lichtbrechungsvermögen zerfallen, so dass man entfernt an Fetttröpfchen erinnert wird.

Duch vorsichtiges Nachsaugen von Wasser kann man stellenweise das glasig aussehende Balkennetz erhalten, während die Detritusmassen verschwinden. Principiell ist diese Behandlung dieselbe wie die Methode IV, offenbar aber viel eingreifender: sie hat den Vortheil, dass man den Vorgang der Auflösung der Chondrinballen unmittelbar unter dem Mikroskop beobachten kann.

6. Künstlicher Magensaft bei 40° (0,5% Salzsäure und Pepsinum purum). Uebereinstimmend mit Mörners Resultaten bemerkt man, dass die Chondrinballen sich nach ca. 12—24 Stunden gelöst haben. Aehnliche Resultate erhält man bei Anwendung künstlichen Pankreassaftes (Pankreatin Merck.), wodurch gezeigt wird, dass das Verschwinden der Ballen bei Magensaftbehandlung doch höchst wahrscheinlich als Verdauung und nicht als Säurewirkung anzusehen ist.

7. Mehrtägige Digetion mit thymol- oder ätherhaltigem Wasser bei 44° (s. Mörners Methode I zur Darstellung des Chondromukoid). Selbst bei etwa zweiwöchentlicher Behandlung konnte ich eine Auflösung der Chondrinballen nicht beobachten. Allerdings nahmen die Chondrinballen an den Randpartien zuletzt die charakteristische Färbung mit Anilinroth nicht mehr an, so dass ähnliche Bilder wie bei Anwendung von Salzsäure und 5% Kalilauge (s. o.) erzielt wurden. Hier stimmen also meine Befunde mit Mörners Angaben nicht völlig überein. Freilich macht er über das histologische Verhalten der Schnitte nach dieser Behandlung keine Bemerkung: da jedoch dabei das Chondromukoid und die Chondroitsäure in Lösung gehen sollen, könnte man eine weitergehende Lösung der Chondrinballen erwarten.

8. Kochen mit Wasser unter Druck. Ich bediente mich zu diesem Zweck enger Glasröhrchen, die theils mit Wasser gefüllt nach Einlegen einiger Knorpelschnitte zugeschmolzen wurden, um dann im Wasser- oder Oelbade gekocht, resp. über 100° erhitzt zu werden. In gleicher Weise wie Mörner beobachtete ich eine Auflösung der Chondrinballen, während das widerstandsfähigere Balkennetz erst nach längerem Erhitzen im Oelbade zerfiel.

9. Concentrirte Chromsäure (1:3 Theilen Wasser). Mörner beschreibt, dass man durch abwechselndes Eintauchen

der Schnitte in diese Lösung und in Wasser die Chondrinballen aus der Grundsubstanz lösen kann. In der That kann man an genügend dünnen Schnitten ein derartiges Verhalten beobachten. Jedoch ist die oxydirende Wirkung der Chromsäure eine so intensive, dass auch das Balkennetz in beträchtlichem Grade vom Rande her der Lösung verfällt. Lässt man einen Schnitt 5—10 Minuten in der Chromsäure liegen, so hat er sich vollständig in eine körnige Masse aufgelöst.

Nach diesen Versuchen kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass den durch Färbung gefundenen Differenzen auch chemische Unterschiede entsprechen. In schöner Weise wird diese Thatsache auch durch das Verhalten der Schnitte gegen Millon'sches Reagenz illustrirt. Schon Mörner giebt an, dass das Albumoid, die Substanz des Balkennetzes in ausgesprochener Weise mit diesem für die mikrochemische Forschung unentbehrlichem Reagenz eine Rothfärbung giebt, während das Chondromukoid eine schwächere, aber immerhin deutliche Rothfärbung zeigen soll. Nun kann man bei Behandlung mit Millon'schem Reagenz das Balkennetz wirklich in tief dunkelbraunrother, zuweilen fast violettbrauner Färbung darstellen, die so intensiv ist, dass man wohl an eine dem Eiweiss sehr nahe stehende Substanz denken muss, wenn auch Mörner (29) kürzlich gezeigt hat, dass auch das Glutin in reiner Form deutlich typische Millon'sche Reaktion giebt. Das braunrothe Balkennetz grenzt sich mit einem scharfen Rande gegen die Chondrinballen ab, an denen ich weder mit der Millon'schen, noch mit der Xanthoproteïnprobe eine deutliche Färbung beobachten konnte, was der oben angeführten Bemerkung Mörners (über das Chondromukoid) gegenüber beachtenswerth erscheint.

Wenn man annehmen will, dass die Chondrinballenfärbung durch die charakteristischen Bestandtheile des Knorpels, die Chondroitinschwefelsäure resp. ihre Verbindungen bedingt sei, so muss man nachweisen, dass dieselbe Färbung, wenn auch in diffuser Weise, in den Knorpeln auftritt, die keine Chondrinballen besitzen. Hat doch Schmiedeberg (l. c.) seine klassischen Untersuchungen am Nasenscheidewandknorpel des Schweines angestellt, der, wie ich mich überzeugt habe, keine Chondrinballen enthält; auch hat Mörner (30) selbst in einer späteren Arbeit

gezeigt, dass die Chondroitinschwefelsäure sich aus sämmtlichen Knorpeln darstellen lässt. Nun behauptet Mörner in der That, dass die gesammte Grundsubstanz sowohl im Knorpel junger Thiere, als auch im Gelenk- und Nasenknorpel Erwachsener sich gegen die von ihm verwandten Farbstoffe ebenso oder ähnlich verhalte, wie die Chondrinballen. Man kann allerdings nicht erwarten, dass die Färbung bei der diffusen Vertheilung der Substanz ebenso intensiv ist, trotzdem kann ich mich der Mörner'schen Annahme nicht anschliessen, da schon ein sehr einfacher Färbungsversuch deren Unhaltbarkeit darthut. Behandelt man gleich dicke Schnitte vom Rippen- und Nasenknorpel desselben Individuums (älterer Mann) genau gleich lange Zeit mit Anilinroth und 10% Essigsäure, so sieht man, dass, während im Rippenknorpel Alles entfärbt ist und nur die Chondrinballen sich in gesättigt rother Farbe hervorheben, in der Nasenscheidewand nur noch die in Gruppen vereinigten Zellleiber rothe Färbung aufweisen, die gesammte Zwischensubstanz aber vollkommen farblos erscheint. Letztere scheint sich dabei noch schneller zu entfärben wie das Balkennetz des Rippenknorpels. Nochmals möchte ich darauf hinweisen, dass die Chondrinballen der Rippe auch nicht einmal am Rande des Schnittes eine Spur von Entfärbung zeigen. Dieser Versuch, den man noch durch zahlreiche andere stützen kann, z. B. durch vergleichende Färbung eines Schnittes vom Gelenk- und Rippenknorpel desselben Individuums, ferner durch Vergleichung der Rippenknorpel kindlicher und erwachsener Personen, beweist mit so viel Sicherheit, wie sie eine Färbungsmethode überhaupt bieten kann, die Abwesenheit der Chondrinballensubstanz in denjenigen Knorpeln, welche die Mörner'sche Differenzirung vermissen lassen. Da wir durch Schmiedeberg (l. c.) und Mörner wissen, dass sich auch aus den Knorpeln, die keine Chondrinballen zeigen, Chondroitinschwefelsäure darstellen lässt, so muss man den Schluss ziehen, dass nicht die Chondroitinschwefelsäure als solche jene Färbung bedingen kann. Dagegen könnte allerdings eingewendet werden, dass eine Verbindung dieser Säure eine besondere Affinität zu Mörners Farbstoffen habe, und dass sich diese Verbindung nur in bestimmten Knorpeln bilde. Wie weit ein solcher Schluss berechtigt ist, werde ich weiter unten zu zeigen versuchen.

Wirft man einen Blick auf alle die Knorpelarten, die Chondrinballen aufweisen, so sind es hauptsächlich zwei Thatsachen, die sofort auffallen: erstens das Auftreten der Ballen im höheren Lebensalter und zweitens der Umstand, dass sie bis jetzt nur in solchen Knorpeln beobachtet worden sind, die im höheren Alter in bei Weitem der grössten Mehrzahl der Fälle der Verkalkung resp. Verknöcherung schon physiologischer Weise anheimfallen. Der Gedanke, dass diese Bildungen Alters- resp. Degenerationserscheinungen seien, liegt sehr nahe, und die Vermuthung, dass sie mit der Verkalkung oder Verknöcherung zusammenhingen, ist nicht von der Hand zu weisen. Als eine allgemeine Alterserscheinung des hyalinen Knorpels kann man die Ballen freilich nicht auffassen: denn auch an der Nasenscheidewand finden wir sämmtliche Erscheinungen der senilen Veränderung, ausgedehnte Asbestmetamorphose, sehr ausgesprochene Gruppirung der Zellen, die von dicken Kapseln umschlossen sind, während der Gelenkknorpel allerdings in einem jugendlichere Zustande verharrt. Den Grund für letzteres zu finden, scheint übrigens nicht so schwer zu sein, wie Schiefferdecker (l. c.) meint, da in einem funktionell so wichtigen Gewebe, wie dem Gelenkknorpel, die Altersveränderungen sich doch stets in gewissen Grenzen halten müssen, um den Organismus nicht in beträchtlicher Weise zu schädigen. — Als Alterserscheinung gewisser Knorpel kann man die Chondrinballen sicher auffassen, und es bliebe noch der zweite Punkt zu besprechen, ob sie nämlich mit der Verkalkung oder Verknöcherung etwas zu thun haben. In der That kann man unschwer eine grosse Menge von Fakten finden, die diese Ansicht zu stützen scheinen. So treten die Chondrinballen zuerst in der Mitte des Knorpels auf, wo die Altersveränderungen am weitesten vorgeschritten sind und die Verkalkung zu beginnen pflegt. Ferner ist es sehr auffällig, dass bei beginnender Verkalkung die Körnchen sich zunächst in der Umgebung der Zellen, an der Peripherie sowie innerhalb der Chondrinballen ablagern, sodass hier und da um die Zellen förmliche Kalkringe entstehen. Jedoch liesse sich diese Thatsache eventuell auf mechanische Ursachen zurückführen; haben doch einige Forscher wie Budge (31) beobachtet, dass bei Injektion von löslichem Berliner Blau, Karmin oder einer Asphaltlösung in den Knorpel oder Kreislauf

in erster Reihe stets die Umgebung der Zellen gefärbt wird, sodass dieselben, namentlich an der Ossificationsgrenze, oft von farbigen Ringen umgeben erscheinen. Einen direkten Zusammenhang zwischen Verkalkung und Chondrinballen in der Art, dass letztere eine organische Calciumverbindung darstellen und das Calcium erst dann, wenn kein organisches Material zu seiner Bindung vorhanden sei, als anorganisches Salz sich niederschlage, kann man ausschliessen. Denn wenn man Knorpel, der sich eben zur Verkalkung anschickt, mit koncentrirter Kalilauge behandelt, so bilden sich überall da, wo Calcium in irgend einer Bindung vorhanden ist, höchst charakteristische sechseckige Krystalle eines Calcium-Kalium-Doppelsalzes. Nun sieht man allerdings, dass die Ausscheidung dieser Krystalle an der Peripherie der Chondrinballen recht dicht ist, immerhin sind dieselben auch im Balkennetz in reichlicher Menge vorhanden.

Vielleicht liesse sich auch eine Beobachtung von Moll (32) im Sinne eines Zusammenhanges der Chondrinballen mit der Verkalkung verwerthen: Moll färbte embryonalen Knorpel mit einer sauren Orceinlösung, wobei sich herausstellte, dass aller später verknöchernder Knorpel intensiv blauviolette Färbung zeigte, während das übrige Gewebe braunroth erschien. An Knorpeln erwachsener Individuen zeigten sich Zellen sammt Kapseln blau gefärbt und hoben sich deutlich gegen die röthlich tingirte übrige Grundsubstanz ab. — Endlich gelang es Wolters (l. c.) in der noch durchaus knorpligen Epiphyse eines 10—12 Tage alten Kaninchens, und zwar an der Stelle, wo später der Knochenkern auftritt, eine typische Chondrinballenfärbung zu erzielen, ein Befund, über dessen Bedeutung sich Wolters folgendermassen ausspricht: „Dieser Fall giebt zu bedenken, ob als Uebergang zur Bildung der Knochenkerne nicht schon eine Trennung der Knorpelgrundsubstanz statthabe". Nach den oben berichteten Versuchen kann es sich hier nicht um eine Trennung handeln, sondern ein neues Element muss hinzutretend die Chondrinballen bilden.

Besonders aber war es eine Beobachtung, die in hohem Grade für einen Zusammenhang der Chondrinballenbildung mit der Verkalkung zu sprechen schien: bei der Untersuchung der Knorpel-Knochengrenze des unteren Femurendes zweier, ca. $^3/_4$jähriger, nicht rachitischer Kinder, fiel an der Ossifications-

grenze unter dem Gelenkknorpel ein etwa 1 mm breiter Streif auf, der sich gegen Farbstoffe genau so verhielt, wie die Chondrinballen, d. h. bei Färbung mit Anilinroth oder Methylviolett sich sehr intensiv tingirte und besonders deutlich hervortrat, wenn man alles übrige mit Essigsäure ganz entfärbte. Ein umgekehrtes Verhalten beobachtete ich bei Färbung mit Tropäolin oder Indigoblau und Auswaschen in Wasser. Es zeigte sich, dass die sich stark färbenden Partieen noch dem Knorpel angehörend Balken darstellen, die aus der Knorpelgrundsubstanz hervorgehen und zwischen sich Höhlen einschliessen, in denen die Knorpelzellen meist in geringer Anzahl beisammen liegen. Einen Abschluss erfahren diese Höhlen durch zahlreiche, die Balken verbindende Querstäbchen, so dass ein unregelmässiges Gitterwerk aus dickeren Längs- und schmäleren Querstäbchen gebildet wird. Untersucht man die Balken am unentkalkten Präparat, so findet man in ihnen Kalkkörnchen in beträchtlicher Anzahl, doch kann man sie nicht als verkalkt im eigentlichen Sinne bezeichnen. Gegen das übrige Knorpelgewebe grenzt sich die Schicht in einer regelmässigen, oft arkadenartig verlaufenden Linie ab und stösst auf der anderen Seite unmittelbar an fertigen Knochen. Da die Substanz nicht eigentlich verkalkt ist und ich sie unter dem Gelenkknorpel Erwachsener nicht durch Färbung darstellen konnte, so möchte ich sie nicht ganz mit dem von H. Müller (33) beschriebenen verkalkten Knorpel identificiren, der auch bei Erwachsenen sich an den langen Röhrenknochen unter dem Gelenkknorpel erhält.

Nichts lag näher als der Gedanke, dass wir hier dieselbe Substanz wie in den Chondrinballen vor uns hätten; besonders deutlich schienen Doppelfärbungen diese Ansicht zu stützen (s. Fig. 3). Natürlich wurden auch die Ossificationsgrenzen verschiedener anderer Knorpel auf ihr Verhalten gegen die Mörner'sche Farbstoffe untersucht. Dort wo die Ossification sehr schnell vor sich geht und sich Zellsäulen im Knorpel finden, wie z. B. im Epiphysenknorpel gegen die Diaphyse hin, aber auch an den Grenzen zwischen knorpliger und knöcherner Rippe jugendlicher Individuen, fiel die Färbung, namentlich mit Indigoblau und Tropäolin nicht sehr beweisend aus, immerhin konnte man aber soviel erkennen, dass die zwischen den Zellsäulen emporstrebenden Knorpellängsbalken sich mit Methylviolett inten-

siver färbten, als die übrige Knorpelgrundsubstanz. An der Knorpel-Knochengrenze der Rippe erwachsener Individuen war keine Spur dieser Färbung zu erhalten, auch konnte ich dort keine Besonderheit im Verhalten der Chondrinballen nachweisen, entsprechend der Thatsache, dass in der Zahl und Anordnung der Chondrinballen in der Umgebung echter Knochenherde im Knorpel nichts Auffälliges zu bemerken ist.

Wie gesagt, erschien es sehr einladend die oben beschriebene Färbung der Balken an der Ossificationsgrenze für den Zusammenhang der Chondrinballen mit der Verkalkung zu verwerthen. Nun ergab jedoch die Untersuchung mit Millons Reagenz, dass die Balken sich intensiver rothbraun färbten, als die übrige Knorpelgrundsubstanz, gerade im Gegensatz zum Verhalten der Chondrinballen. Da ich mich jedoch nur schwer dazu entschliessen konnte, die seltsame Uebereinstimmung in der Färbung als etwas rein Zufälliges anzusehn, drängte sich mir der Gedanke auf, ob nicht in den Chondrinballen zwei Substanzen enthalten seien, von denen die eine die charakteristischen Färbungen bedinge, während die andere für das Fehlen der Millon'schen Reaktion verantwortlich zu machen sei. Erstere würde dann an der Ossificationsgrenze im oben beschriebenen Präparat vorhanden sein. Ich führe diese Ueberlegung, die, wie wir sehen werden, wahrscheinlich den Thatsachen nicht entspricht, an, weil sie die folgenden Untersuchungen anregte.

Die anscheinend wenig plausible Theorie von der Doppelnatur der Chondrinballen gewinnt durch Untersuchung verschiedener Knorpel mit Millons Reagenz an Wahrscheinlichkeit. Wie schon mehrmals erwähnt, bietet der Nasenscheidewandknorpel Erwachsener, namentlich an Stellen, wo die Zellengruppen nicht sehr dicht einander genähert sind, wegen seiner dicken Kapseln eine gewisse Aehnlichkeit mit den Chondrinballen führenden Knorpelarten dar. Behandelt man geeignete Schnitte des Nasenscheidewandknorpels mit Millons Reagenz, so kann man zeigen, dass ein braunes Balkennetz sichtbar wird, das in ausgesprochener Weise an das Albumoidbalkennetz des Rippenknorpels erinnert. In den Maschen des Netzes liegen, ganz analog dem Verhalten der Chondrinballen im Rippenknorpel, die farblos gebliebenen Zellkapseln. Die Annahme, dass wir es hier mit einer Substanz in den Kapseln zu thun haben, die der

nicht die Millon'sche Reaktion gebenden in den Chondrinballen ähnlich, oder mit derselben identisch sei, wird durch die mikrochemische Untersuchung noch wahrscheinlicher gemacht. Ich will diese Substanz, da sie sich, wie wir sehen werden, mit den von uns angewandten Farbstoffen schwach oder garnicht färbt, mit dem nichts prejudicirenden Namen achromatische Substanz bezeichnen. Wegen ihres Vorkommens in den Kapseln kann man sie auch Kapselsubstanz nennen. — Verfährt man nach der zweiten, von Mörner zur Darstellung des Chondromukoid angegebenen Methode (0,1—0,2 % Salzsäure, 0,05—0,1 % Kalilauge), so erhält man auch von Schnitten des Nasenknorpels eine Art Maschenwerk, während die Stellen der Zellen und Kapseln als Löcher erscheinen. Allerdings zeigt sich auch ein nicht unwesentlicher Unterschied zwischen Nasen- und Rippenknorpel; denn während das Balkennetz des letzteren dieser Behandlung gegenüber sehr resistent erscheint, wird dasjenige des Nasenknorpels schon 24—48 Stunden nach Verschwinden der Kapseln ebenfalls aufgelöst.

Ich komme hier auf einen Punkt zu sprechen, auf den Mörner besonders hingewiesen hat: es ist das Auftreten des Albumoid, der Substanz des Balkennetzes. Mörner vertritt die Auffassung, dass im jungen Knorpel kein Albumoid vorhanden sei, sondern erst im höheren Alter auftrete. Eine sichere Entscheidung darüber zu treffen ist nicht leicht, besonders da die beste Reaktion auf Albumoid, die Behandlung mit Millon'schem Reagenz, sehr zweideutige Resultate liefert. Es ist zweifellos richtig, wenn Mörner anführt, dass in der Grundsubstanz des jugendlichen Knorpels eine beträchtlich schwächere Rothfärbung zu beobachten ist, als sie das Balkennetz älterer Knorpel zeigt. Wenn Mörner jedoch die Färbung des jungen Knorpels auf das Chondromukoid, den Hauptbestandtheil der Chondrinballen, beziehen will, so ist dieses eine Auffassung, der gegenüber man sich ablehnend verhalten muss, da einmal, wie erwähnt, die typische Chondrinballenfärbung am jungen Knorpel zweifellos auch in diffuser Ausbreitung fehlt, und da anderseits die Millon'sche Färbung eine viel stärkere ist, als die der Chondrinballen, wenn letztere überhaupt eine Spur von Rothfärbung zeigen. Ferner bemerkt man, dass sich die Grundsubstanz jugendlicher Knorpel bei Färbung mit Indigoblau und

Tropäolin viel eher wie das Albumoid, als wie die Chondrinballen verhält, dass sie noch deutlich blau und gelb erscheint, während an einem Controlpräparat eines alten Rippenknorpels die Chondrinballen bereits entfärbt sind. Zudem erscheint die Auffassung Mörners, dass der zuletzt aufgetretene, also jüngste Theil des Knorpels, sich in der Grundsubstanz am entferntesten von den Zellen lokalisire, im höchsten Grade unwahrscheinlich und fast unphysiologisch. Denn die Zellen sind doch im Wesentlichen als Träger des Stoffwechsels und Ausgangspunkte chemischer Veränderungen anzusehen. Vielmehr hat es den Anschein, als wenn hier die fliessendsten Uebergänge vorhanden seien, als wenn die sogenannte Albumoidsubstanz von Anfang an vorhanden sich später mit Ausbildung der Kapseln und Ballen in Form des Balkennetzes koncentrire, wahrscheinlich auch gewissen chemischen, vielleicht sklerosirenden Veränderungen unterworfen sei, die die grosse Widerstandsfähigkeit sowie die Intensität der Millonschen Färbung des Balkennetzes im älteren Knorpel bedingen. Ein Ausdruck chemischer Processe, die im Balkennetz vor sich gehen, ist die Einlagerung feiner Fetttröpfchen, sowie die Asbestzerfaserung. Eines der Uebergangsstadien scheint der Nasenknorpel zu demonstriren. Dort bemerkt man, wie oben erwähnt, eine Art von Balkennetz, das allerdings nicht ganz so intensiv durch Millon gefärbt wird, wie das des Rippenknorpels, und auch weniger resistent erscheint. Es ist bemerkenswerth, dass schon makroskopisch die Intensität der Färbung mit Millonschem Reagenz ein Kriterium für das Alter des Knorpels bietet; färbt man nämlich Gelenk-, Nasen- und Rippenknorpel desselben Individuums unter gleichen Bedingungen mit diesem Reagenz, so zeigt sich, dass der Rippenknorpel, der die grössten Altersveränderungen zeigt und seinem physiologischen Tode am nächsten steht, sich stark violett- oder braunroth färbt, während der im jugendlichen Zustande verharrende Gelenkknorpel nur eine hellbraunrothe Nuance aufweist. Der Nasenscheidewandknorpel nimmt gewissermassen eine Mittelstellung ein. Dieser Versuch zeigt, dass je älter der Knorpel ist, desto mehr eiweissartige Substanzen in ihm überwiegen, woraus man aber nicht schliessen darf, dass dieselben im jugendlichen Knorpel überhaupt fehlen.

Von dem Vorkommen der oben erwähnten Kapsel- oder

achromatischen Substanz kann man sich, wie am Nasenscheidewandknorpel, auch an anderen Knorpeln überzeugen, wenn auch nicht mit derselben Deutlichkeit. So sieht man z. B. auf Schnitten durch den Rippenknorpel eines 13jährigen Mädchens, dass die Zellen, die im Wesentlichen ein noch spindliges Aussehen zeigen und vereinzelt liegen, vom einem ziemlich breiten hellen Hof umgeben sind. Nach Färbung mit Millon'schem Reagenz bemerkt man, dass die Kapseln sich viel schwächer oder auch garnicht gefärbt haben und sich hier und da mit scharfem Rande gegen die übrige leicht braunrothe Zwischensubstanz abgrenzen. Man muss betonen, dass eine so scharfe Differenzirung, wie sie uns am Nasenknorpel entgegentritt, hier nicht vorhanden ist, was wohl damit in Zusammenhang zu bringen ist, dass in diesem jugendlichen Knorpel, in dem die Zellen einzeln liegen, noch beträchtliche Verschiebungen und Umwälzungen in der Grundsubstanz vor sich gehen müssen, bis der ruhende Zustand des alten Rippenknorpels erreicht ist, und das Balkennetz sowie die Chondrinballen sich vollständig von einander getrennt haben. Die Anwendung der Färbung mit Anilinroth liess in diesem Knorpel (13j. Mädchen) nur hier und da im Centrum undeutlich schmale Höfe um die Zellen erkennen, die sich stärker gefärbt hatten, deren Natur als Chondrinballen jedoch zweifelhaft erschien, während Wolters (l. c.) im Kehlkopfknorpel eines ebenfalls 13jährigen Mädchens in den centralen Partieen deutliche Chondrinballen gefunden hat. Wie in der Grösse, so scheinen auch in der Zeit des Auftretens und der Ausbildung der Chondrinballen individuelle Schwankungen zu bestehen, auch die Art des Knorpels scheint von Einfluss zu sein. Es ist daher sehr wohl möglich, dass man im Rippenknorpel 13jähriger oder auch jüngerer Individuen Chondrinballen wird finden können. Dagegen zeigten sich in unserem Präparat die Zellen bei kurzer Anwendung der Essigsäure von einem Entfärbungshofe umgeben, der den Knorpelkapseln entsprach, während die Zellen stark roth gefärbt waren, und die übrige Grundsubstanz noch eine deutlich rothe Färbung erkennen liess. Es ist dieses ein Bild, das ungemein an das Verhalten der 24 Stunden mit 5% Kalilauge oder 25% Salzsäure behandelten alten Rippenknorpel gegen Anilinroth erinnert, wie es oben beschrieben wurde. Die Kapsel- oder achromatische Sub-

stanz besitzt also eine geringere Affinität zu den Anilinfarbstoffen als die Zwischensubstanz (Balkennetz), von den Chondrinballen ganz zu schweigen. Aus dem Grunde erscheint es zweckmässig, dieselbe einfach als achromatische Substanzen zu bezeichnen.

Wenn man bisher im Zweifel sein kann, in welchem Verhältniss die achromatische Substanz zu den Chondrinballen Mörners steht, so wird eine weitere Beobachtung mit Sicherheit über diese Frage Auskunft geben können. Bei der Untersuchung eines ungefärbten Schnittes vom Rippenknorpel einer 43jährigen Frau sah ich allenthalben in der ausgedehnt zerfaserten Grundsubstanz die Zellen theils in Gruppen, theils einzeln verstreut liegen. Im letzteren Falle zeigen sie noch häufig, selbst in den centralen Partieen, spindlige Gestalt, während die meisten Zellen schon ein ovales Aussehen darbieten. Umgeben sind die Zellen von einem mehr oder weniger breiten Hof, der Knorpelkapsel. Färbt man einen derartigen Schnitt nach der Mörner'schen Methode, so sieht man die Zellen überall in den centralen Partieen von typischen, violett resp. roth gefärbten Chondrinballen umgeben, die eine sehr verschiedene Grösse besitzen und bald als schmäleres, bald als breiteres Oval die Zelle umgeben. Im Allgemeinen fällt aber doch die geringe Grösse der Chondrinballen im Vergleich zu dem am ungefärbten Präparat gesehenen Knorpelkapseln auf. Von dem Gedanken geleitet, dass man vielleicht mit Hülfe der Millon'schen Reaktion der Ursache dieser Erscheinung auf den Grund kommen könnte, behandelte ich Schnitte dieses Knorpels mit Millon'schem Reagenz, wodurch, wie ich mich mehrfach überzeugt hatte, das Verhalten der Chondrinballen den Farbstoffen gegenüber in keiner Weise beeinflusst wird. Färbt man ein derartig vorbehandeltes Präparat mit Methylviolett, so bietet es etwa folgendes Bild (s. Fig. 4): Das Albumoidbalkennetz hat eine braunrothe oder braungelbe Färbung angenommen, die sich scharf gegen die Kapseln absetzt, wie oben geschildert ist. Die Zellen, sowie eine schmälere oder breitere Zone um dieselben erscheinen violett. Nun sieht man aber deutlich, dass an den meisten Kapseln zwischen den scharf umschriebenen Rändern des braunen Balkennetzes und den violetten Chondrinballen sich eine bald schmälere,

bald breitere Zone befindet, die noch der Kapsel angehört, jedoch farblos geblieben ist. Diese Bilder, die durch Färbung einiger Rippenknorpel von anderen Individuen mittleren Alters Bestätigung erhielten, lassen sich durchaus nicht an allen Knorpelkapseln desselben Schnittes beobachten, vielmehr zeigt sich, dass an einigen Stellen derartige weisse Ringe nicht vorhanden sind, sondern Balkennetz und Chondrinballen sich unmittelbaz berühren. Es scheint, dass diese weiter fortgeschrittenen Chondrinballen namentlich in einer kreisförmigen Zone um das Centrum des Knorpels vertheilt sind, einer Zone, die sich etwa in der Mitte von Radien befindet, welche vom Centrum des Knorpels ausstrahlend gedacht sind. Zugleich beweisst der Befund ausgebildeter Chondrinballen und farbloser Höfe in demselben Schnitt, dass man es hier nicht mit einem Kunstprodukt, bedingt etwa durch die Konservirung, zu thun hat. Eine besondere Ausbildung der Chondrinballen an der Knorpel-Knochengrenze konnte nicht beobachtet werden. In derselben Weise wie durch Millon'sches Reagenz lassen sich die farblosen Höfe auch durch Doppelfärbung mit Anilinroth-Indigoblau oder Tropäolin-Methylviolett darstellen; auch hier erhält man schöne und deutliche Bilder. Es sei noch bemerkt, dass man auch durch einfache Entfärbung der mit Anilinroth behandelten Schnitte die farblosen Höfe sich zu Gesicht bringen kann, da dieselben wegen ihrer geringen Affinität zu den Anilinfarbstoffen schon entfärbt sind, während das Balkennetz noch einen deutlichen, wenn auch nicht sehr intensiven rothen Farbenton festhält, ein Bild, das ausserordentlich an das Verhalten des Rippenknorpels vom 13jährigen Mädchen erinnert, wo ja auch die Zellen von einem Entfärbungshof umgeben sind, wenn auch dort die intensive Färbung der nächsten Zellumgebung fehlt. Auf die theoretische Bedeutung dieser Präparate will ich zum Schlusse im Zusammenhang eingehen, nachdem ich vorher noch einige andere Färbungsmethoden des hyalinen Knorpels, die den Mörner'schen ähnlich sind, erwähnt habe.

Wolters (l. c.) hat auf Veranlassung Schiefferdeckers das Verhalten des hyalinen Knorpels gegen eine Doppelfärbung durch Hämatoxylin-Pikrinsäure untersucht. Er bediente sich des Delafield'schen Hämatoxylins, indem er die Schnitte in eine leicht veilchenblaue Lösung dieses Farbstoffes auf

24 Stunden oder länger eintrug, worauf die Schnitte für 10 Minuten in eine concentrirte alkoholische Pikrinsäurelösung kamen. Ein längeres Verweilen in der Pikrinsäure hatte keinen Einfluss auf den Ausfall dieser Färbung. Es folgte dann Aufhellung in Oel und Einschluss in Kanadabalsam. Sehen wir von dem durch Wolters dargestellten Netzwerk, das in feinen gelben Streifen die Zellen verbindet, vollkommen ab, so sind es etwa folgende Bilder, die er beschreibt: Während in den Knorpeln jugendlicher Individuen unregelmässige Streifen und Partien zwischen den Zellen mit Hämatoxylin gefärbt erschienen und letztere selbst in einer gelbgefärbten Grundsubstanz lagen, zeigten sich an den Knorpeln älterer Personen, namentlich in den central gelegenen Partien, Färbungen, die entfernt an die Mörner'schen erinnerten. „Stellenweise umgab die Zellen ein intensiv (durch Hämatoxylin) gefärbter Ring, stellenweise ein Oval, so dass man annehmen muss, dass diese Färbung die Zellen selbst oder einen Theil derselben betraf." Die von Wolters gegebene Abbildung zeigt die violett gefärbten Zellen von einem breiten gelben Hof umgeben, während das Balkennetz violett erscheint. Im Wesentlichen kann ich diese Angaben bestätigen, muss jedoch ausdrücklich hervorheben, dass die nach den angegebenen Methoden vom Rippenknorpel oder von der Scapula des Pferdes erhaltenen Präparate keinen Zweifel darüber lassen, dass es in der That die Chondrinballen sind, die sich mit Hämatoxylin ausserordentlich intensiv färben. Durch Färbung zahlreicher anderer Knorpelschnitte kann man diese Behauptung stützen; am Rippenknorpel der 43jährigen Frau zeigen sich Bilder, die ungefähr der Abbildung Wolters entsprechen: die intensiv gefärbten Zellen sind von einem schmäleren oder breiteren Hof von dunkelvioletter Farbe umgeben, daran schliesst sich vielfach eine Zone, die gelb erscheint und sich scharf gegen das Balkennetz begrenzt. Letzteres sieht auch violett aus, aber viel heller, wie die Chondrinballen. Entsprechend diesem Befunde sind am Rippenknorpel des 13jährigen Mädchens, wo wie erwähnt Chondrinballen mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden, die dunklen Zellen direkt von einem gelben Hofe umgeben, der genau der Kapsel entspricht. Es ergiebt sich hieraus eine weitgehende Uebereinstimmung dieser Färbung mit den Mörner-schen Methoden, wenn auch letztere viel schönere und farben-

prächtigere Bilder liefern. Hier wie dort färbt sich am intensivsten die Chondrinballensubstanz, die ich der Kürze halber im Gegensatz zur Kapsel- und achromatischen als chromatische Substanz bezeichnen will. Weniger intensiv tingirt sich das Balkennetz, während die achromatische Substanz am schnellsten entfärbt wird, resp. sich nicht färbt. Zu erwähnen wäre noch, dass auch die Zone an der Ossificationsgrenze unter dem Gelenkknorpel bei den ca. $^3/_4$jährigen Kindern, die sich gegen Farbstoffe wie die Chondrinballen verhält, auch bei der Färbung nach Wolters eine intensiv violettbraune Färbung annimmt. Der Pikrinsäure kommt eine differenzirende Färbung nicht zu: an den Partieen, die nicht entfärbt sind, wird sie vom Hämatoxylin verdeckt.

Wir ersehen daraus, dass es durchaus nicht allein die von Mörner angegebenen Farbstoffe sind, denen ein besonderes Verhalten der Knorpelsubstanz gegenüber zukommt. Wahrscheinlich sind die von Tenderich (37) am Rippenknorpel eines 37jährigen Mannes in den centralen Partieen mit Löffler's Methylenblau dargestellten, die Zellen umgebenden blauen Höfe mit den Chondrinballen identisch. In der Arbeit des genannten Autors fand ich eine Bemerkung darüber, dass Bouma (35) festgestellt habe, dass alle mucinhaltigen Substanzen und, wie Tenderich meint, auch das Chondromukoid gegen Färbung mit Saffranin in wässriger Lösung und nachfolgender Entfärbung in leicht angesäuertem Wasser in charakteristischer Weise reagiren. Es sollen nämlich die mucinhaltigen Partieen eine gelbe Farbe annehmen, während alles übrige roth erscheint. Bei Prüfung der Saffraninfärbung stellte sich heraus, dass sie sich dem Knorpel gegenüber genau so verhält, wie Anilinroth und Methylviolett, so dass man auch durch Saffranin schöne Färbungen der chromatischen Substanz erzielen kann, namentlich wenn man sich zum Entfärben stärkerer Essigsäurelösung bedient. Die Angabe Bouma's, dass sich nur die mucinhaltigen Partieen gelb färben, während die übrige Grundsubstanz roth bleibt, erscheint auf das Chondromukoid angewandt doch recht zweifelhaft zu sein. Denn man bemerkt, dass sich im Verlaufe der Entfärbung zunächst alle die Partien gelb färben, die zuerst den Farbstoff abgeben, also erst die achromatische Substanz, dann das Balkennetz, während die chromatische Substanz selbst

nach vollständiger Entfärbung aller übrigen Theile orangeroth erscheint.

Der Versuch eine der achromatischen Substanz eigenthümliche Färbung zu suchen, führte zur Anwendung einiger saurer Farbstoffe, des Eosin in koncentrirter alkoholischer und des Säurefuchsin in concentrirter wässeriger Lösung. Es stellte sich dabei heraus, dass diesse Farbstoffe, wie man nach längerem Auswaschen in 80% Alkohol resp. Wasser namentlich an den Rändern deutlich sehen konnte, eine Affinität für das Balkennetz besitzen, während die Chondrinballen theilweise entfärbt erschienen. Aus diesem Grunde erscheint es nicht sehr wahrscheinlich, dass die von Schaffer (l. c.) am Kopfknorpel des Ammocoetes durch Eosin um die Zellen erhaltenen rothen Ringe ohne Weiteres mit den Chondrinballen zu identificiren seien. Die Affinität des Eosin und Säurefuchsin zum Balkennetz kann nicht überraschen, da ja auch Tropäolin und Indigoblau aus indigschwefelsaurem Kali sauren Charakter haben, und man mithin, wenigtens soweit bis jetzt das Verhalten des Knorpels gegen Farbstoffe geprüft ist, den Satz aufstellen kann: Das Balkennetz hat eine besondere Affinität sauren, die chromatische Substanz basischen Farbstoffen gegenüber. Eine für die achromatische Substanz specifische Färbung aufzufinden gelang nicht, doch ist kaum zu bezweifeln, dass weitere in dieser Richtung ausgeführte Versuche zu einem Resultate führen werden.

Suchen wir nun den in dieser Arbeit beschriebenen histologischen Befunden eine theoretische Deutung zu geben, so glaube ich, dass man mit Hülfe der durch Mörner und Schmiedeberg gewonnenen chemischen Resultate zu einer befriedigenden und ungezwungenen Anschauung über die Bildung der Knorpelgrundsubstanz im Allgemeinen sowie über die der Chondrinballen kommen kann.

Da Mörner einwandsfrei dargethan hat, dass man durch verschiedene Methoden, z. B. durch Anwendung von 0,1—0,2% Salzsäure mit darauffolgender Behandlung durch 0,05—0,1% Kalilauge, Chondroitinschwefelsäure oder ihre Verbindungen in Lösung erhält, und das histologische Präparat dabei eine Auflösung der Chondrinballen zeigt, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass diese Substanzen in der That in den

Chondrinballen vorhanden sind, zumal das zurückbleibende Balkennetz sich sowohl in seinem Verhalten gegen Millon's Reagenz, als auch gegen Farbstoffe unverändert zeigt: daher kann man wohl mit Recht annehmen, dass letzteres abgesehen von der Lösung des Collagen durch die Behandlung keine wesentlichen Umsetzungen erfahren hat. Nun hat anderseits Schmiedeberg die Chondroitinschwefelsäure aus einem Knorpel, dem Nasenscheidewandknorpel des Schweins, dargestellt, der, wie oben in extenso dargethan ist, keine chromatische Substanz enthält. Mithin kann die Mörner'sche Färbung der Chondrinballen nicht durch die Chondroitinschwefelsäure als solche bedingt sein, sondern durch eine andere Substanz, die sich erstens nur in älteren Knorpeln findet, und zweitens nur in solchen, die physiologischer Weise zu verkalken pflegen, also weitergehenden Altersveränderungen unterworfen sind, als der Nasenscheidewandknorpel, vom Gelenkknorpel ganz zu schweigen.

Es scheint vielmehr aus allen Versuchen hervorzugehen, dass die Chondroitinschwefelsäure als solche oder deren Verbindungen mit der achromatischen Substanz identisch sind. Zahlreiche Thatsachen lassen sich für diese Anschauung ins Feld führen: einmal ist die achromatische Substanz in sämmtlichen Knorpeln vorhanden, dann giebt sie ebens owenig wie die Chondroitinschwefelsäure Eiweissreaktionen, und endlich zeigt das histologische Präparat, dass durch diejenigen chemischen Behandlungsmethoden, bei denen Mörner in der Lösung chondroitinschwefelsaure Verbindungen nachgewiesen hat, ebenso wie die Chondrinballen auch die Kapseln der Auflösung anheimfallen, wie oben für den Nasenscheidewandknorpel nachgewiesen worden ist. Gegen den ersten Punkt dieser Ausführung könnte man einwenden, dass man aus jugendlichem Knorpel, in dem die Kapseln kaum vorhanden oder doch nur angedeutet sind, sehr beträchtliche Mengen von Chondroitinschwefelsäure erhalten kann, die in keinem Verhältniss zu der Ausbildung der Kapseln stehen. Diesem Einwande möchte ich durch die Freund'sche Anschauung von der Bildung der Kapseln begegnen, einer Anschauung, der auch Aeby (36) Ausdruck verliehen hat, während andere Autoren freilich, wie Rollett (l. c.) sich derselben gegenüber durchaus ablehnend verhalten. Freund

(l. c.) betont, dass die Kapseln, wie wir sie im älteren Knorpel vor uns sehen, nicht durch eine im höheren Lebensalter stattfindende Ausscheidung von Seiten der Zellen gebildet werden, sondern dass die Kapselsubstanz schon von Anfang an in der Grundsubstanz vorhanden sei und sich dann successive, besonders schnell mit Beginn der Ossificationsreife, in immer dickerwerdender Schicht um die Zellen anordne; daher concentrirt sich die innerste, der Zelle benachbarte Partie zuerst, während die äusserste in diesem Sinn als jüngste zu betrachten ist. Dabei kann sie sehr wohl als Bestandtheil der Grundsubstanz älter sein, und ist es auch wahrscheinlich, als die inneren Schichten der Kapsel. Freund führt für seine Anschauung an, dass, wenn die Kapseln eine spätere Ausscheidung der Zellen darstellen würden, sie im höheren Alter, wo sie schnell eine bedeutende Dicke erlangen, entweder die Grundsubstanz erdrücken oder aber eine beträchtliche Dickenzunahme des Knorpels bewirken müssten, da die Kapseln vielfach einen grossen Theil seines Volums ausmachen. Da beides nicht der Fall ist, bleibt nur die oben skizzirte Auffassung über die Kapselbildung möglich. Ist letztere nicht gleichmässig, sondern mehr in einzelnen Schüben erfolgt, so lässt sich auch die häufig lamellöse, man möchte fast sagen sedimentartige Struktur der Kapsel erklären. Allerdings meint Freund die Trennung in einzelne Schalen erst auf sekundäre Sklerosirungsvorgänge zurückführen zu müssen. Natürlich wird sich dieser Vorgang nicht so einfach abspielen, wie er hier geschildert worden ist, sondern es werden durch die Gruppenbildung der Zellen beträchtliche Komplikationen veranlasst werden, in denen namentlich Resorptionsprocesse eine bedeutende Rolle spielen müssen. Gewiss lässt sich manches gegen diese Anschauung einwenden, wenn wir jedoch die achromatische Substanz als identisch mit der Chondroitinschwefelsäure ansehen, so muss man zu dieser Ansicht gelangen, die auch Mörner vertritt. Man darf eben die Intercellularsubstanz nicht als tote Masse betrachten, die chemischen Veränderungen nicht mehr unterworfen ist.

Fassen wir dieses mit dem vorher über das Albumoid gesagten zusammen, so erhellt, dass man sich die Substanz des jugendlichen Knorpels abgesehen von den leimgebenden Fibrillen, aus einer eiweissartigen sowie der achromatischen Substanz zu-

sammengesetzt denken muss. Beide trennen sich mit den Jahren immer mehr von einander, während sie auch chemische Veränderungen eingehen, wie namentlich für die eiweissartige Substanz, das Albumoid anzunehmen ist. Während in einigen Knorpelarten mit der Trennung beider Substanzen ein gewisser Abschluss erreicht zu sein scheint, tritt uns in anderen schon vor vollendeter Sonderung eines neues Element innerhalb der Kapseln entgegen, die chromatische Substanz, die die Mörner'schen Chondrinballenfärbungen bedingt. Durch das oben beschriebene Präparat vom Rippenknorpel der 43jährigen Frau erhält man in deutlicher Weise Aufschluss darüber, wie man sich die Chondrinballenbildung zu denken hat. Der Befund lässt keine andere Deutung zu, als dass man es hier mit einem chemischen Process zu thun hat, der von den Zellen ausgehend sich von innen nach aussen innerhalb der Kapsel ausbreitet. Sobald er die Grenze derselben erreicht, was relativ schnell zu geschehen scheint, hat man das Recht die Chondrinballen Mörner's mit den Knorpelkapseln zu identificiren. Was die Natur dieses Vorgangs anlangt, so kann es sich hier um zweierlei handeln: einmal um die Einlagerung einer neuen Substanz in die Kapsel, andrerseits um eine chemische Veränderung der achromatischen Substanz selbst. Letztere Ansicht hat die bei Weitem grössere Wahrscheinlichkeit für sich, da es nicht gut denkbar ist, dass sich in das dichte Gewebe der Kapsel eine Masse von der Mächtigkeit der chromatischen Substanz einlagert, und da dieselbe ferner nie die Grenzen der Knorpelkapsel überschreitet. Was die Natur der chromatischen Substanz anlangt, so ist Mörner der Ansicht, dass man es hier mit dem von ihm dargestellten Chondromukoid zu thun habe. Es lässt sich einiges dagegen, einiges dafür anführen. Dagegen spricht zunächst der Umstand, dass das Chondromukoid nach Mörner deutlich die Millon'sche und die Xanthoproteinreaktion geben soll, welche die Chondrinballen ganz oder doch fast ganz vermissen lassen. Auch die Saffraninfärbung nach Bouma würde, wenn die Angaben richtig und auch auf das Chondromukoid zu beziehen sind, gegen die Mörner'sche Anschauung sprechen. Endlich liesse sich der oben beschriebene Befund an der Ossificationsgrenze zweier $^3/_4$jähriger Kinder

ebenfalls nur gegen die Identität der chromatischen Substanz und des Chondromukoid verwerthen; denn man könnte sich keine rechte Vorstellung darüber machen, woher es an einer so scharf umschriebenen Stelle zu einer so starken Bildung von Chondromukoid kommen sollte. Indessen will ich diesen Punkt nicht weiter betonen und die Möglichkeit offen lassen, dass man es hier mit einer zufälligen Uebereinstimmung der Färbung, bedingt durch die acidophile oder basophile Reaktion der Gewebe, zu thun hat. Würde man ausserdem die Reaktion der Ossificationsgrenze und der Chondrinballen als durch gleiche chemische Ursachen bedingt ansehen, so müsste man die unwahrscheinliche Annahme zweier getrennter Substanzen in den Chondrinballen machen, wie es auch im Anfang meine Ansicht war. Denn die Balken an der Ossificationsgrenze geben, wie erwähnt, ausgesprochene Millon'sche Reaktion, die sowohl chromatische, als achromatische Substanz vermissen lässt.

Für die Uebereinstimmung der chromatischen Substanz mit dem Chondromukoid liesse sich anführen, dass Schmiedeberg aus dem Nasenscheidewandknorpel, wo ja in der That die chromatische Substanz fehlt, kein Chondromukoid dargestellt hat. Schaffer (l. c.) giebt an, dass Hämalaun eine specifische Affinität zum Chondromukoid besitze; trotz mehrfacher Betonung dieser Beobachtung bleibt er den Beweis für seine mit grosser Bestimmtheit vorgetragene Ansicht schuldig. Denn wenn er vielleicht mit Hämalaun Färbungen erhalten hat, die sich mit der Mörner'schen Chondrinballenfärbung decken, und wenn der Schleimknorpel von Ammocoetes sich intensiv mit Hämalaun färbt, so kann das doch wohl nicht als eine Bestätigung dieser Behauptung angesehen werden. Denn bevor neue Bestätigungen der Mörner'schen Resultate vorliegen, muss das Chondromukoid doch noch als eine etwas hypothetische Substanz angesehen werden. Immerhin kann man die Ansicht, das Chondromukoid und chromatische Substanz identisch seien, nicht von der Hand weisen. Der Gedanke, dass als Vorläufer der Verkalkung, vielleicht mit derselben in gewissem Zusammenhang, eine mucinöse Umwandlung der Knorpelkapseln stattfindet, hat zweifellos viel für sich.

Wir stehen am Ende unsrer Beobachtungen über die Chondrinballen. Die Frage, inwiefern Knorpelkapseln und

Chondrinballen miteinander identisch sind, ist gelöst; ebenso scheinen einige Thatsachen, die sich auf die chemische Zusammensetzung des Knorpels beziehen, durch die Beobachtung histologischer und tinktorieller Veränderungen eine Bestätigung, Erweiterung oder auch Berichtigung erfahren zu haben. Ueber die Natur der chromatischen Substanz können natürlich nur chemische Untersuchungen Aufschluss geben. Vielleicht wird man auf Grund der Beobachtung, dass durch verschiedene Reagentien die sich färbende Substanz aus der Kapsel verschwindet, resp. die Färbung bei noch erhaltener Kapsel misslingt, eine gewisse Kenntniss der chromatischen Substanz erlangen können. Es ist wohl möglich, dass ein Theil derselben, und zwar gerade derjenige, welcher die Färbung bedingt, durch diese Methoden gelöst wird und aus der Digestionsflüssigkeit vielleicht rein hergestellt werden kann. Bemerkt sei noch, dass man durch Einlegen von Knorpelspänen in Wasser mit beginnender Fäulniss ein Verschwinden der Färbung bei erhaltenen Kapseln beobachten kann. Es wäre auch von Interesse nach Schmiedeberg's Methoden einen Knorpel zu untersuchen, der sicher Chondrinballen enthält. Vielleicht wird man durch Moll's Orceinfärbung bei Berücksichtigung der bisher bekannten Thatsachen wichtige Aufschlüsse erlangen können.

Am Schluss der Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht Herrn Geheimrath Professor Biedermann, unter dessen Leitung dieselbe angefertigt wurde, für die Anregung zu diesen Untersuchungen sowie für die liebenswürdige Förderung derselben, meinen besten Dank auszusprechen. Auch Herrn Dr. Jordan sei für manchen praktischen Wink an dieser Stelle bestens gedankt.

Erklärung der Figuren auf Tafel IV.

Fig 1. Schnitt vom Rippenknorpel eines älteren Mannes. Zeiss. Obj. D. Oc. 1. Färbung mit Anilinroth — Indigoblau.

Der Schnitt ist nur schwach gefärbt, sodass man die Zellgrenzen noch erkennen kann. Die rothen Chondrinballen sind unregelmässig zwischen dem Balkennetze vertheilt und zuweilen konfluirend. Da der Schnitt recht dick gewählt ist, erkennt man in der Tiefe noch eine Anzahl durchschimmernder Ballen. Aus technischen Gründen ist statt der blauen Farbe in Fig. 1 und 3 violett gewählt worden.

Fig. 2. Schnitt von der knorpl. Scapula eines Pferdes. Zeiss. Obj. C. Oc. 1. Der Schnitt ist mehrere Tage mit 2—5% Kalilauge macerirt worden. Dieselben Bilder erhält man noch schneller durch Digestion mit 0,1—0,2% Salzsäure, darauf 0,05—0,1% Kalilauge.

Die Chondrinballen sind überall gelöst, nur hier und da sind Detritus und Fetttröpfchen zurückgeblieben. Das Balkennetz tritt als Maschenwerk deutlich hervor.

Fig. 3. Schnitt von der Ossificationsgrenze zwischen Gelenkknorpel und Knochenkern der unteren Femurepiphyse eines ca. $^3/_4$ jährigen Kindes. — Färbung mit Anilinroth — Indigblau.

Rechts der intensiv blaugefärbte Knochen, links Knorpel mit angedeuteten Zellsäulen. Dazwischen rothgefärbte derbe Knorpelbalken von zackigen Konturen, die sich hier und da durch Querstäbchen verbinden.

Fig. 4. Schnitt vom Rippenknorpel einer 43 jährigen Frau. Zeiss. Obj. C Oc. 1. Färbung mit Methylviolett-Millons Reagenz. Um die Zellen befinden sich violette Höfe, an einigen Stellen sind auch nur die Zellen violett gefärbt. Das Balkennetz hat sich braungelb gefärbt. Zwischen den scharfen Rändern des Balkennetzes und der violetten Chondrinballen befinden sich schmälere oder breitere weisse Höfe.

Literaturverzeichnis.

1. Rollett: in Stricker's Handbuch der Gewebelehre. I. Bd. 1871. p. 74. ff
2. v. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre. I. Bd. 1889. p. 107.
3. Schaffer: Ueber das knorplige Skelett von Ammocoetes branchialis etc. Ztschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 61. 1896.
4. Henle: Allgemeine Anatomie. 1841.
5. Remak: Müller's Archiv. 1852. p. 69.
6. Fürstenberg: Ueber einige Zellen mit verdickten Wänden im Thierkörper. Müller's Archiv. 1857.
7. Heidenhain: Studien aus dem physiol. Institut zu Breslau. II. Heft. 1867.
8. Tillmanns: Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. Anatom. Abtheilung. 1877.
9. Schiefferdecker u. Kossel: Gewebelehre. II. 1891.
10. Joh. Müller: Annalen der Chemie und Pharmacie Bd. 21. p. 217.
11. Mulder: Annalen der Chemie und Pharmacie. Bd. 28. p. 328.
12. Vogel: Journal de Pharmacie. 1841, p. 437.
13. Schröder: Annalen der Chemie und Pharmacie. Bd. 45. p. 52.
14. Scherer: Annalen der Chemie und Pharmacie. Bd. 40. p. 49.
15. v. Mehring: Inaugural-Dissertation. Strassburg. 1873.
16. Boedecker: Annalen der Chemie und Pharmacie. Bd. 117. p. 111.
17. de Bary: Hoppe-Seyler, Medicinisch-chemische Untersuchungen.
18. Morochowetz: Verhandlungen des naturhistor. medicinischen Vereins zu Heidelberg. Bd. I. Theil 5.

19. Mörner. C. Th.: Chemische Studien über den Trachealknorpel. Skandinav. Archiv. Bd. 1. 1889.
20. Schmiedeberg: Ueber die chem. Zusammensetzung des Knorpels. Archiv für exper. Pathologie und Pharmakologie. Bd. 28. 1891.
21. Landois: Untersuchungen über die Bindesubstanz und den Verknöcherungsprozess derselben. Ztschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 16. 1866.
22. Spina: Untersuch. über die Bildung der Knorpelgrundsubstanz. Wiener Sitzungs-Berichte. LXXXI. III. 1880.
23. Fürbringer: Ueber das Gewebe des Kopfknorpels der Cephalopoden. Morphолog. Jahrbücher. III. 1877.
24. Flesch: Ueber die Grundsubstanz des hyal. Knorpels. Würzburg 1880.
25. Wolters: Zur Kenntniss der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. 37, 1891.
26. Ranvier: Traité technique. p. 294. Fig. 92.
27. Rheiner: Beiträge zur Histologie des Kehlkopfes. Würzburg 1862.
28. Freund: Beiträge zur Histologie der Rippenknorpel. Breslau 1858.
29. Mörner, C. Th.: Beitrag zur Kenntniss einiger Eigenschaften des Glutins. Ztschr. für physiol. Chemie. Bd. 28.
30. Derselbe: Einige Beobachtungen über die Verbreitung der Chondroitinschwefelsäure. Ztschr. für physiol. Chemie. Bd. 20, 1895.
31. Budge: Die Saftbahnen im hyal. Knorpel. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 14. 1877.
32. Moll: Zur Histiochemie des Knorpels. Centralblatt für Physiologie. Bd. 13. 1899. No. 9.
33. H. Müller: Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung des Knochengewebes. Ztschr. für wissensch. Zoologie. Bd. IX. 1858.
34. Tenderich: Unters. über die Struktur des normalen und pathologiisch veränderten Knorpels. Inaug.-Dissertation. Greifswald 1892.
35. Bouma: Ueber Knorpeltinktion mittelst Saffraninfärbung. Centralblatt für medicin. Wissenschaft. No. 45 (cit. nach Tenderich).
36. Aeby: Ztschr. für rationelle Medicin. Bd. IV. 3 R. p. 43.

Ueber einen eigenartigen Process in den Samenblasen von Cervus alces.

Von

Dr. med. **Rud. Kolster,**

Docent an der Universität zu Helsingfors (Finnland).

Hierzu Tafel V.

Die unter dem Namen Samenblasen bekannten Organe wurden 1562 von Fallopia entdeckt und von ihm als Receptacula für den Samen am Menschen betrachtet. Trotzdem dieselben eine verhältnissmässig bedeutende Grösse haben, wurde aber Fallopias Entdeckung von Vesal bestritten, welcher annahm, dass ein Verwechseln mit der stark gefüllten Ampulle des Vas deferens vorläge. Es dauerte daher auch einige Zeit bis die Existenz derselben allgemein anerkannt wurde und haben wir dieses Thomas Wharton zu verdanken, dessen Untersuchungen sich nicht nur auf den menschlichen Körper erstreckten, sondern gleichfalls eine Reihe Thiere in ihr Bereich zogen. In Bezug auf die Function der Samenblasen wichen dagegen Whartons Resultate von denjenigen Fallopias bedeutend ab. Er betrachtete nämlich diese Organe als Drüsen, welche einen spermatischen Stoff zu erzeugen hätten und nicht als Receptacula.

Hiermit war der Grund zu einem noch heutzutage nicht gänzlich ausgetragenen Streit über die Bedeutung der Samenblasen gelegt, welcher um so schwerer zu beseitigen war, als schon von Anfang an so schwerwiegende Namen wie Regnerus de Graaf, welcher Fallopias Ansicht umfasste und J. van Hoorne, der sich auf die Seite Whartons stellte, einander gegenüber standen. Auch heute finden sich noch hervorragende Vertreter für Fallopias Ansicht z. B. Testut, während im Allgemeinen sich eine vermittelnde Anschauung Bahn bricht, nach welcher die Samenblasen des Menschen als Receptacula dienen, aber gleichzeitig durch eine secretorische Thätigkeit dem Samen hier gewisse nöthige Bestandtheile beimischen.

Im Laufe der schon mehr als dreihundert Jahre währenden Dauer der sich widersprechenden Untersuchungsergebnisse haben

sich aber eine Reihe bemerkenswerther Resultate für die vergleichende Anatomie der Samenblasen herausgestellt.

So fehlen dieselben total den Monotremen, Marsupialieru Cetaceen und Carnivoren. Bei anderen Thiergruppen können dieselben einigen Arten fehlen, anderen wieder zukommen, z. B. bei den Insectivoren. Weiter finden sich Thierarten, bei welchen die Samenblasen in das Vas deferens münden oder schliesslich sogar als selbstständige Organe in den Sinus urogenitalis.

Dass unter solchen Umständen die Resultate sich widersprechen können, welche bei hierhergehörenden Untersuchungen an verschiedenen Thieren gewonnen wurden, ist selbstverständlich und wird aller Wahrscheinlichkeit nach viel dazu beigetragen haben, dass unsere Anschauungen über die Bedeutung der Samenblasen bisher noch so wenig geklärt sind. Andererseits weisen dieselben uns aber auch auf den Weg, der zu sicheren Resultaten führen muss. Derselbe liegt darin, die Bedeutung der Organe vorderhand an möglichst vielen Thierarten für sich zu studiren und erst wenn in dieser Beziehung genügend umfassendes Material vorliegt an eine allgemeinere Betrachtung derselben heranzutreten.

Von diesem Gesichtspunkt aus wird vorliegende Untersuchung auch auf Interesse rechnen können.

Das Material stammt von einem Anfang September erlegten mehrjährigen Elch, und wurde ungefähr 20 Stunden nach dem Tode in Zencker's Flüssigkeit fixirt. Zu dieser Jahreszeit beginnt gerade die Brunst dieser Thiere um sich noch in den Oktober hinein zu erstrecken. Die genauere makroskopische Untersuchung der Ausführungsgänge wurde unterlassen um dieselben nicht für die mikroskopische Untersuchung zu schädigen, so viel mag aber hervorgehoben werden, dass bei leichtem Druck auf die Samenblasen eine weissliche Flüssigkeit von dicklicher Konsistenz aus dem distalen Ende des Vas deferens heraustrat.

Die Samenblasen waren beiderseits 5 cm lang und verschmälerten sich allmählich gegen ihr geschlossenes Ende hin, welches leicht abgestumpft erschien. Die grösste Dicke derselben war nicht voll 1,5 cm. Die medianwärts gerichtete Seite war flach und bildete auf dem Querschnitte die Basis und längste Seite einer Triangel, deren Spitzen abgerundet waren. Die ganze äussere Fläche der Samenblasen war glatt und von einer

deutlich ausgebildeten fibrösen Kapsel bedeckt, welche ein leichtes Lospräpariren ermöglichte. Die Konsistenz der Organe war eine sehr feste.

An Schnitten durch das in toto gehärtete Organ lässt sich feststellen, dass vom unteren Ende desselben ein kurzer ungefähr 2 mm im Durchmesser haltender Gang ausging, dessen Länge bis zum Vas deferens sich auf nicht ganz 1 cm schätzen liess. Im Samenblasenkörper liess er sich nicht verfolgen, da er sich bald in kleinere Theile auflöste, welche nichts charakteristisches auffinden liessen.

Unter der festen, fibrösen Kapsel, welche das ganze Organ umschliesst, liegt zuerst eine verhältnissmässig starke Lage von Muskelmasse. Dieselbe umkleidet den Fundus der Samenblasen als nicht allzu dicke und im ganzen Umkreis gleichmässige Schicht (Fig. 1). Nach dem Ausführungsgang zu nimmt dieselbe aber schnell an Masse zu, obgleich in verschiedenem Grade an verschiedenen Seiten. So behält dieselbe an der medialen Seite (s. Fig. 1 u. 2) so ziemlich ihre Dicke bei, wird dagegen an der lateralen und besonders an der vorderen und hinteren Kante des Organes viel mächtiger. Dieser stärkeren Ausbildung der muskulösen Umhüllung gegen den Ausführungsgang zu ist es auch zuzuschreiben, dass hier der grösste Querschnitt des Organs angetroffen wird.

Die muskulöse Umhüllung der Samenblasen zeigt aber noch eine weitere Eigenthümlichkeit, welche besonders an Uebersichtsschnitten, welche in verschiedenen Höhen angelegt wurden, in Erscheinung trat. Während das geschlossene Ende der Samenblasen eine ziemlich glatte Oberfläche besitzt, tritt, je näher dem Ausführungsgange die Querschnitte gelegt werden, eine immer tiefere und gleichzeitig reichlichere Spaltung derselben in kleinere Stücke auf. Einzelne dieser bestehen aus schmalen langgestreckten Theilen, andere dagegen bilden grössere, eckig begrenzte Läppchen, welche stellenweise nur durch feine Spalten von einander getrennt sind, stellenweise aber auch nur noch eben durch schmale Verbindungsstücke in Zusammenhang stehen.

Welcher Form nun aber auch diese verschiedenen Unterabtheilungen der Samenblasen sein können, wie weit ab oder wie nahe an einander dieselben liegen mögen, stets schieben sich zwischen dieselben Muskelbündel (Fig. 2).

Ein Trennen der die Samenblasen umgebenden Muskelmasse in verschiedene Lagen je nach der Richtung der dieselbe zusammensetzenden Muskelfasern lässt sich mit allgemeiner Gültigkeit nicht durchführen. Die Muskulatur des Organes, wenn dieser Ausdruck erlaubt ist, setzt sich aus schmalen Muskelbündeln zusammen, welche sich unter den verschiedensten Winkeln kreuzen und ein vollständiges die Samenblasen ergebendes Flechtwerk bilden.

Eine regelmässige Anordnung lässt sich eigentlich nur an den Schnitten auffinden, welche durch den abgerundeten Endtheil der Samenblasen gefallen sind und wo die muskulöse Umkleidung noch verhältnissmässig dünn und gleichmässig vertheilt ist (Fig. 3). Hier lassen sich fünf verschiedene Lagen unterscheiden. Zu innerst eine circuläre, darauf eine longitudinale, eine zweite circuläre, eine zweite longitudinale und eine dritte und äussere circuläre. Lange lassen dieselben sich aber nicht unterscheiden, sondern gehen bald in das oben erwähnte Flechtwerk über.

Zum grossen Theil ist wohl dieses Vermischen der ursprünglichen Schichtung von der gleichzeitig auftretenden Zerklüftung der Samenblasen in kleinere Unterabtheilungen bedingt, welche sich in die Muskelmasse hinein erstrecken.

Die Samenblasen selber sind aus röhrenförmigen Abschnitten zusammengesetzt, welche sehr wechselnde Grössen ihrer Diameter aufweisen. Peripher in den Schnitten liegen meistens die kleineren Schlauchquerschnitte und central die grösseren; aber diese nur allgemein gültige Anordnung zeigt des öfteren Abweichungen, indem auch stellenweise ein umgekehrtes Verhalten zur Beobachtung kommt. Am regelmässigsten werden aber die kleineren Schlauchquerschnitte noch in den kleineren und von der Hauptmasse isolirt liegenden Theilen der Samenblasen angetroffen.

Zwischen den einzelnen Schläuchen liegt eine geringe Menge Bindegewebe, welches sich durch seine Kernarmuth auszeichnet, aber grosse Mengen feinster, tinctoriell nachweisbarer elastischer Fasern enthält. Nur äusserst selten werden etwas grössere Bindegewebsmassen angetroffen und dieses nicht ein Mal stets um die Gefässe herum.

Die Epithelauskleidung der Schläuche bietet in verschiedenen Theilen der Samenblasen von einander stark abweichende Be-

funde dar und zwar stimmen die beiderseitigen Organe in dieser Beziehung genau überein. Aus Gründen, welche unten näher klar gelegt werden, ist aber die Annahme berechtigt, dass die im Fundus angetroffene Anordnung die normale darstellt.

Hier findet sich ein hübsches zweizeiliges Cylinderepithel vor. Die Kerne bilden allerdings stellenweise drei Reihen, aber eine genauere Untersuchung stellt mit Leichtigkeit fest, dass die zwei dem Lumen näheren Kernreihen in Wirklichkeit nur einer Reihe von Cylinderzellen zukommen.

Ob dieses Epithel von einer wirklichen, isolirt darstellbaren Membran eingeschlossen wird, die sich von dem umgebenden spärlichen Bindegewebe abgrenzen lässt, muss dahin gestellt werden, obwohl nicht so selten kleinere färbereiche Unterschiede sich bemerkbar machen.

Basal gegen das Bindegewebe zu finden sich in ziemlich regelmässigen Abständen kleine rundliche Zellen, welche einen grossen, sich stark tingirenden Kern enthalten (Fig. 4). Ueberall stehen diese Zellen nicht so dicht, wie in der oben erwähnten Abbildung, indessen giebt dieselbe doch den häufigsten Befund wieder. Gegen die zweite Zellschicht sind diese kleinen, basalen Zellen recht gut abgegrenzt, was vielfach darauf zurückzuführen ist, dass ihr Protoplasma eine dichtere, feinkernige Beschaffenheit zeigt.

Gegen das Lumen der Schläuche zu finden sich verhältnissmässig langgestreckte Cylinderzellen. Dieselben treten mit ihren basalen Enden bis an die Peripherie des Schlauches heran, zwischen die als basale Lage eben beschriebenen kleinen runden Zellen hindurch. In Wirklichkeit wird durch diese Anordnung das Epithel dieser Schläuche ein einzeiliges und der Unterschied zwischen den zwei Zeilen darauf beschränkt, dass die basalen kleinen Zellen nicht das Lumen erreichen, während die eigentlichen Cylinderzellen dieses thun.

Dadurch, dass sich das basale Ende dieser letzteren zwischen die kleinen Zellen hindurch drängen muss, um die Peripherie des Schlauches zu erreichen, wird dasselbe schmäler als der übrige Theil der Zelle, manchmal auch etwas gebogen. Wo die Zwischenräume zwischen den basalen runden Zellen etwas grösser sind treten aber auch mehr gleichmässig cylindrische Epithelzellen auf.

Diese Cylinderzellen zeigen aber, unabhängig von der Form ihrer basalen Endstücke, meistens einen viel heller tingirten Kern als die basalen kleinen Zellen, auch ihr Protoplasma ist, besonders um den Kern herum viel heller und durchsichtiger, nur an den beiden Längsenden ist ihr Protoplasma etwas dichter und feinkörniger.

Von diesem im Fundus der Samenblasen vorherrschenden Bilde finden sich stellenweise zwei Abweichungen, die kurz erwähnt werden mögen. Die eine zeigt Figur 5. Es kann, wie diese Abbildung zeigt, auf der einen Seite eines Schlauches vorkommen, dass der basalen Zellenreihe ein kleineres Stück fehlt. Solche Stellen sind aber sehr selten und stets, wie sich am Serienschnitte ersehen lässt, von sehr geringer Ausdehnung.

Die zweite Abweichung zeigt Figur 6. Diese ist etwas häufiger und dadurch gekennzeichnet, dass die beiden Reihen von Epithelzellen vorhanden sind und ein gleichmässig fein und dicht gekörntes Protoplasma besitzen. Einzelne der Cylinderzellen sind aber in vollständige Becherzellen umgewandelt. Der Inhalt derselben giebt aber nicht stets die gewönlichen tinctoriellen Schleimreaktionen.

In den Schläuchen, welche einen derartigen Zellbesatz zeigen, findet sich stets eine reichliche Detritusmasse. Diese ist grösstentheils nicht allzu feinkörnig und enthält zahlreiche Leucocyten, deren Kerne sich in allen Abstufungen von hellster Blässe bis zur tiefsten Kernfärbung tingiren lassen. Manchmal lassen sich an denselben auch Zerfallserscheinungen wahrnehmen. Die hier vorhandenen Leucocyten sind durch die Epithelauskleidung der Schläuche in der auch schon von anderen Organen bekannten Weise gewandert (Fig. 4).

Als relativ selten ist in der Fundungsgegend der Samenblasen, wenigstens so weit dieselben den oben geschilderten Bau besitzen, das Auftreten von glasig scholligen Konkrementen zu bezeichnen. Ebenso fehlen hier so gut wie gänzlich abgestossene Cylinderzellen.

Je weiter gegen den Ausführungsgang zu die untersuchten Schnitte durch die Samenblasen gelegt wurden um so seltener wurden auch Schläuche, welche den oben beschriebenen Bau zeigten. Im letzten Drittel der Organe waren solche Schläuche auch gar nicht mehr anzutreffen, während bis dahin doch noch

immer entweder in der Mitte oder an der Peripherie der Samenblasen ein kleiner Schlauchquerschnitt angetroffen werden konnte, der ein mit dem der Fundusgegend übereinstimmendes zweizeiliges Epithel aufzuweisen hatte.

Die geringsten Abweichungen lagen darin, dass einzelne Cylinderzellen abgestossen und dem die Schläuche erfüllenden Detritus beigemischt lagen. Diese abgelösten Zellen liessen ihre Kerne gewöhnlich nur noch sehr schwach tingiren, bisweilen waren dieselben auch in Bröckel zerfallen.

Je weiter gegen den Ausführungsgang zu die Schnitte gelegt waren, in desto grösserem Maasse traten losgelöste Cylinderepithelien in dem Inhalt der Schläuche auf. Hier waren dieselben nicht mehr als vereinzelte Individuen aufzufinden, sondern bildeten oftmals ganze zusammenhängende Reihen (Fig. 7). Hierdurch konnte z. B. die ganze eine Seite eines etwas grösseren Schlauchquerschnittes von den Cylinderzellen entblösst sein, während die entgegengesetzte noch genau dasselbe Verhalten wie es von dem Fundus der Samenblasen oben beschrieben ist, zeigte. Wo die Cylinderzellen in dieser Weise abgelöst waren, ragen die kleinen basalen rundlichen Zellen in das Lumen der Schläuche hinein und bilden, dadurch dass sie nicht dicht an einander liegen, einen eigenartigen von vielen oft verschieden grossen Lücken getrennten Besatz (Figg. (7 u. 8).

Neben einander liegende Querschnitte von Schläuchen können dabei sehr verschiedene Abstufungen dieser Loslösung der Cylinderzellen darbieten und zwar scheint sich in dieser Beziehung ein gewisses Verhältniss zur Grösse derselben feststellen zu lassen. Wo nämlich in den mittleren Theilen der Samenblasen kleine Schlauchquerschnitte angetroffen werden, können dieselben, wie schon oben erwähnt noch vollständig gut erhaltenes zweizelliges Epithel besitzen, während die grösseren stets nur eine mehr oder weniger defekte Epithelauskleidung zeigen und den grossen oftmals jede Spur der Cylinderzellen an den Wänden fehlt (Fig. 8).

Diese Vorgänge beherrschen eigentlich ausschliesslich das Bild in den mittleren Theilen der Samenblasen. Dabei lässt sich aber auch nirgends die geringste Spur eines entzündlichen Processes hier oder in den dem Ausführungsgange näher liegenden Theilen entdecken. So fehlt z. B. jede noch so geringe Kern-

vermehrung in dem interstitiellen Gewebe, welches im Gegentheil geradezu durch seine Armuth an Kernen auffällt. Auch lassen sich nirgends Andeutungen einer Leucocytenanhäufung auffinden, ebensowenig wie Zeichen einer bestehenden Hyperämie oder serösen Durchtränkung der Gewebe.

Gegen den Ausführungsgang der Samenblasen zu ändert sich das Bild aber wieder. Die in den mittleren Theilen noch hin und wieder auftretenden kleinen Schlauchquerschnitte mit zweizeiligem Epithel werden immer seltener um schliesslich gar nicht mehr aufzutreten. Dagegen nehmen diejenigen mit dem zahnradartigen Besatze aus den kleinen basalen Zellen die Ueberhand und zeigen dabei als das gewöhnliche diesen Besatz allmählich auf die ganze Cirkumferenz ausgedehnt.

Diese kleinen Anfangs durch Lücken von einander getrennten basalen runden Zellen treten näher an einander heran und bilden zuletzt einen einfachen Zellbelag der Schläuche. Hierbei geht die runde gegen das Lumen gewandte Seite dieser basalen Zellen allmählich mehr und mehr in eine quer abgeschnittene über, so dass in den dem Ausführungsgang am nächsten liegenden Theilen der Samenblasen die Schläuche mit einem einfachen kubischen Epithel versehen sind (Fig. 9).

Uebereinstimmend mit den eben beschriebenen Beobachtungen über Veränderungen am Epithel der Schläuche verändert sich auch der Inhalt derselben. Die am geschlossenen Ende der Samenblasen kaum in demselben auftretenden Cylinderzellen bilden einen immer mehr hervortretenden Bestandtheil, so dass stellenweise der feinkörnige, detritusähnliche Inhalt gegen die ganzen Reihen von Cylinderzellen in den Rückgrund tritt. Die Kerne derselben verlieren dabei ihre Form und Färbbarkeit und zerfallen sogar in kleinere Stücke. Ebenso geht es den Cylinderzellen selber. Diese verlieren zuerst ihre oft schmalen und langen basalen Enden und werden abgerundet um schliesslich ebenfalls zu zerfallen. Die dadurch entstehende Detritusmasse füllt alle die mittleren und dem Ausführungsgange anliegenden Theile der Samenblasen.

Ausserdem tritt mit dem Zerfallen des abgelösten Cylinderepithels die eigenartig glasig-schollige Masse innerhalb der Schläuche immer mehr hervor. Diese lässt sich in den mittleren Theilen der Samenblasen kaum in einem einzigen Querschnitt

von Schläuchen vermissen, an deren Wandungen sich ablösende Epithelzellen zeigen. Im Gegentheil wäre man beinahe geneigt an einen Zusammenhang mit dem sich loslösenden Epithel zu denken, denn gerade dort wo der höchste Grad von Zufallserscheinungen am Epithel sich darbietet, sind diese Massen am reichlichsten anzutreffen.

Irgend welche specifische Reaktionen lassen sich mit ihnen nicht erzielen. Sie nehmen keine der gebräuchlichen Tinctionen an, mit welchen Hyalin, Colloid, Amyloid u. s. w. nachgewiesen zu werden pflegen; sondern tingiren sich einfach diffus mit den meisten Protoplasmafarbstoffen.

Gegen den Ausführungsgang zu werden diese schollig-glasigen Massen wieder bedeutend spärlicher.

Das Epithel des Ausführungsganges wurde nur so weit untersucht, wie derselbe innerhalb der muskulösen Umhüllung verlief. Dasselbe zeigte sich hier als einfaches geschichtetes Cylinderepithel, ohne dass irgendwelche besondere Eigenthümlichkeiten nachzuweisen gewesen wären.

Diese beschriebenen Beobachtungen erwecken in mancher Beziehung ein grosses Interesse, welches speciell darin liegt, dass dieselben unzweideutig darauf hinweisen, dass in den untersuchten Samenblasen sich ein Process abspielt, der kurz ausgedrückt in einem Untergange eines Theiles des Epithels mit nachfolgender Regeneration besteht. Vergleichen wir die verschiedenen Befunde so müssen wir wohl annehmen, dass der zweizeilige Epithelbelag des Fundustheiles der Samenblasen das ursprüngliche und normale ist und der einzeilig kubische in der Nähe des ausführenden Ganges der höchste bisher erreichte Grad der Regeneration.

Um in dieser Beziehung ganz sicher zu gehen, wäre es allerdings wünschenswerth, Samenblasen von mehreren Elchen zur Verfügung zu haben und vielleicht auch von Thieren die zu verschiedenen Zeiten erlegt wurden. Letzteres besonders ist aber für mich so gut wie ausgeschlossen da die Jagdzeit auf Elche bei uns in Finnland auf die ersten acht Tage im September beschränkt ist. Bis auf Weiteres wenigstens muss versucht werden aus dem vorliegenden Material die Verhältnisse zu beurtheilen.

Dabei stellt sich zuerst die Frage auf, ist der beobachtete Vorgang als ein normaler oder als ein pathologischer zu be-

trachten? Diese im Ganzen leicht zu entscheidende Frage, wenn Samenblasen von mehreren zur selben Zeit erlegten Thieren zur Verfügung ständen, kann aus den vorliegenden Beobachtungen aber auch mit ziemlicher Sicherheit beantwortet werden. Der einzige Process, welcher wohl als möglicherweise vorhanden zu betrachten wäre, könnte eine katarrhalische oder desquamative Entzündung sein. Gegen dieselbe spricht aber so vieles, dass man wohl berechtigt ist sie auszuschliessen. So wurde oben schon hervorgehoben, dass keine Hyperämie, keine seröse Durchtränkung, keine Kernvermehrung oder Leucocytenansammlung zu beobachten war. Im Inhalt der Schläuche fanden sich wohl Leucocyten, die Menge derselben war aber so gering, dass dieselben ganz gut einer normal vorhandenen Auswanderung, wie sie ja vielerorts beobachtet wird, entsprungen sein können. Es ist also kein Grund vorhanden die Desquamation auf einen entzündlichen Process zurückzuführen, sondern ist es annehmbarer hier an einen durch irgendwelche physiologische Vorgänge bedingten zu denken.

In dieser Beziehung giebt es nur einen Anhaltspunkt, nämlich den, dass das Thier eben vor oder höchstens im Anfang der Brunstzeit erlegt wurde. Hält man die oben dargelegten Gründe für die Annahme eines normal-physiologischen Vorganges für genügend und stellt dieselbe mit der Zeit, zu welcher der Elch erlegt wurde zusammen, so könnte man wohl nur an einen mit der sexualen Thätigkeit in Verbindung stehenden Process denken.

Dass zur Zeit der sexualen Thätigkeit die Samenblasen sich anders verhalten sollten als sonst oder gar eine Veränderung ihrer Basis erleiden könnten, ist allerdings, so viel mir bekannt, bisher nicht oft beobachtet worden. Die einzige in dieser Hinsicht verwerthbare Thatsache wäre die Angabe von Rehfisch über die Samenblasen des Igels, welche gewöhnlich so winzige Gebilde darstellen, dass sie übersehen werden können, aber zur geschlechtsreifen Zeit zu grossen Organen anschwellen. Diese Beobachtung Rehfisch's weist darauf hin, dass hier doch wohl Veränderungen im Bau der Samenblasen eingetreten sind.

Limon wieder, welcher die Epithelien der Samenblasen des Stiers auf eventuell vorhandene Anzeichen eines sekretorischen

Vorganges untersuchte, gelang es, einen Unterschied im Bau der Samenblasen von Stierkälbern und ausgewachsenen Thieren zu konstatiren.

Bei Beurtheilung dieser Frage tritt ebenfalls der Mangel an reichlicherem Material fühlbar hervor, ist aber für mich so gut wie gar nicht zu beseitigen, da wie schon erwähnt nur zur Brunstzeit oder vielleicht richtiger eben vor derselben, die Angaben variiren etwas und individuelle Schwankungen von einigen Tagen sind ja nicht auszuschliessen. Elche bei uns geschossen werden dürfen.

Entscheidet man sich für die Annahme, dass der beschriebene Process in Zusammenhang mit der bald beginnenden sexualen Thätigkeit des Thieres zu setzen ist, so bleiben immerhin noch zwei Fragen zu beantworten. Soll das untergehende Epithel in seinen Zufallsprodukten einen zur erfolgreichen Begattung nöthigen Stoff liefern oder ist erst, das neu regenerirte hierzu fähig?

Wahrscheinlicher ist dann wohl erstere Alternative, da es kaum möglich erscheint, dass in der kurzen, bis zur Zeit wo das Sekret der Samenblasen benöthigt wird, noch verfliessenden Zeit eine vollständige Regeneration und Reife des Epithels eintreten könne, aber auch hier ist der Entscheid nicht mit Sicherheit zu treffen.

Wie aus dieser kurzen Erwägung über die Deutung des beobachteten Processes an den Samenblasen des Elches hervorgeht, stellen sich einer definitiven Beurtheilung derselben vielfache Schwierigkeiten entgegen. Da dieselben zum grossen Theil nur durch günstigere Gelegenheiten Material zu erhalten entschieden werden können, als mir zu Gebote stehen, habe ich es aber für richtig gehalten auch diese fragmentarische Untersuchung zu veröffentlichen um die Aufmerksamkeit günstiger situirter Forscher, in Bezug auf Erlangung des nöthigen Materials, auf diesen Gegenstand zu richten.

Helsingfors, im Oktober 1901.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

Fig. 1. Schnitt durch den Fundus der Samenblase. a) mediale Seite van Gieson'sche Färbung. Vergrösserung 5.

Fig. 2. Schnitt aus der Mitte der Samenblase. a) mediale Seite van Gieson'sche Färbung. Vergrösserung 5.

Fig. 3. Stück der Muskelmasse aus Fig. 1. Homogene Immersion 2 mm. Compensationsocular 6.

Figg. 4. 5 u. 6. Epithelbekleidung der Schläuche aus dem Fundus der Samenblase. Fig. 4, der gewöhnliche Befund. Fig. 5 u. 6, ausnahmsweise beobachtete Bilder. van Gieson'sche Färbung. Homogene Immersion 2 mm. Compensationsocular 6.

Fig. 7 u. 8. Epithelbekleidung der Schläuche aus dem mittleren Theil der Samenblase. van Gieson'sche Färbung. Homogene Immersion 2 mm. Compensationsocular 6.

Fig. 9. Epithelbekleidung der Schläuche aus der Nähe des Ausführungsganges. van Gieson'sche Färbung. Homogene Immersion 2 mm Compensationsocular 6.

Aus dem histologischen Institute der Universität München.

Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes der Säugethiere.

Von

Emil Godlewski jun. aus Krakau.

Hierzu Tafel VI, VII und VIII.

Die Untersuchungen, welche in neuerer Zeit über die ausgebildete quergestreifte Muskulatur vorgenommen wurden, haben wichtige Aufschlüsse über die feinere Structur dieses Gewebes zu Tage gefördert. Sie liessen es wünschenswerth erscheinen, auch die Histogenese dieser Elemente auf Grund dieser neu gewonnenen Gesichtspunkte und mit Hilfe der verbesserten histologischen Untersuchungsmethoden einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. Obschon eine ziemlich umfangreiche Literatur über die Entwicklung des Muskelsystems vorliegt, sind wir über die Entstehung der feineren Structur der quergestreiften Muskelfasern bisher noch nicht mit vollkommener Genauigkeit unterrichtet.

Allen bis jetzt bekannten histogenetischen Processen liegen die Erscheinungen der Zellvermehrung, Differenzirung und physiologischer Degeneration zu Grunde.

Die ausgebildete Muskelfaser kann sich auf zweifache Weise entwickelt haben; eine einzige Muskelfaser entspricht entweder einer einzigen Mutterzelle oder sie ist ein aus mehreren vollkommen verschmolzenen Zellen zusammengesetztes Gebilde. Die

Entscheidung dieser Frage habe ich mir in der vorliegenden Arbeit als erste Aufgabe gestellt. Im Anschlusse daran werde ich im zweiten Theile dieses Aufsatzes die Entwicklung der Herzmuskulatur der Säugethiere behandeln und zeigen, in wie weit eine Analogie in der Histogenese der Skelet- und Herzmuskulatur besteht.

Die vorliegende Arbeit wurde im histologischen Institut des Herrn Geheimrath Prof. Dr. von Kupffer ausgeführt, welchem ich an dieser Stelle für die Ueberlassung des Platzes und für gütiges Durchsehen meiner Präparate meinen verbindlichsten Dank ausspreche. Zu besonderer Dankbarkeit bin ich Herrn Privatdocenten Dr. Ludwig Neumayer verpflichtet, welcher mir in liebenswürdigster Weise sein schönes Material von Säugethierembryonen zur Verfügung stellte und während der ganzen Arbeit mich auf verschiedene Weise unterstützte. Auch Herrn Prosektor Dr. A. Böhm sei für seine freundliche Beihilfe mein bester Dank ausgesprochen.

Material und Untersuchungsmethode.

Als Untersuchungsmaterial dienten hauptsächlich die Embryonen von Kaninchen, deren Entwicklungstag genau bekannt war. Ausser Kaninchenembryonen habe ich auch verschiedene Entwicklungsstadien von Mäusen, weissen Ratten und Meerschweinchen als Vergleichungsmaterial herangezogen.

Die Embryonen wurden aus dem Uterus herauspräparirt und lebenswarm fixirt. Als Fixirungsmittel wurden Sublimat, Sublimat-Eisessig, die van Gehuchten-Carnoy'sche Flüssigkeit, die Tellesnitzky'sche, Zenker'sche und Perennyi'sche Flüssigkeit benützt. Nur die drei ersten Fixirungsmethoden ergaben befriedigende Resultate — die drei anderen (besonders die Perennyi'sche Flüssigkeit) erschienen mir für die vorliegende histogenetische Untersuchung ungeeignet[1]).

Die ganzen auf diese Weise fixirten Embryonen wurden nach der gewöhnlichen Vorbehandlung in Paraffin (52° Schmelzpunkt) eingebettet und in continuirliche Serien von 7,5—10 μ dicken Schnitten zerlegt. In manchen Fällen wurden 5 μ dicke

[1]) Die einzelnen Organe der Embryonen oder Stücke, welche aus einheitlichem Gewebe bestehen (Herz, einzelne Muskeln) lassen sich gut in Perennyi'scher Flüssigkeit fixiren.

Schnitte angefertigt. Die Präparate wurden mit Wasser aufgeklebt und auf dem Objectträger gefärbt.

Zum Färben bediente ich mich vorwiegend der Eisenhämatoxylinmethode von M. Heidenhain. Das Protoplasma wurde mit Eosin oder Bordeaux R. nachgefärbt. Manche Schnitte wurden auch auf den Objectträgern mit Hämalaun tingirt und mit Eosin nachgefärbt. Das M. Heidenhain'sche Verfahren hatte den Vortheil, dass es die ersten Anlagen der Fibrillen und die Differenzirungsprocesse in der feineren Structur derselben ausgezeichnet ersichtlich macht.

Es sei hier hervorgehoben, dass diese Methode auch zur Darstellung der sich entwickelnden Nervenfasern vorzügliche Dienste leistet. Es hat sich nämlich gezeigt, dass die Eisenlackfärbung in Verbindung mit Eosinnachfärbung die Nerven in frühesten Entwicklungsstadien intensiv roth tingirt. Diese Tinction kann noch intensiver gestaltet werden, wenn die Differenzirung in Eisenalaun nicht auf einmal geschieht, sondern wenn sie einigemal unterbrochen wird und in der Zwischenzeit die Präparate in Eosinlösung verweilen. Auf solche Weise hergestellte Präparate zeigen alle Nervenstämme und ihre feineren Verzweigungen ausserordentlich schön differenzirt.

Entwicklung der Muskelfasern aus den muskelbildenden Zellen.

Wie oben bereits hervorgehoben ist für die morphologische Beurtheilung der quergestreiften Muskelfaser von principieller Bedeutung der Entscheid, ob jede einzelne Muskelfaser sich aus einer einzigen Zelle entwickelt in der Weise, dass diese muskelbildende Mutterzelle in die Länge wächst, ihr Kern sich mehrmals theilt, ohne dass der Plasmakörper sich an diesem Vorgang betheiligt, oder ob die Muskelfaser als ein zusammengesetztes Gebilde zu betrachten ist, welches einer Verschmelzung aneinander gereihter Zellen seine Entstehung verdankt.

Seit langer Zeit ist in fast allen Lehrbüchern der Histologie der Vorstellung Raum gegeben, dass auf Grund histogenetischer Untersuchungen jede quergestreifte Muskelfaser als eine einzelne Zelle anzusehen sei. Die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte gehen auf diese Frage gar nicht ein oder geben nur an, dass die Muskelfasern den einzelnen Zellen gleichwerthig seien. Nur Minot (37) stellt die Literatur über dieses Thema

zusammen und gelangt zum Schlusse: „Jede einzelne Muskelfaser geht aus einer einzigen Epithel-(Mesothel-)Zelle der Muskelplatte oder inneren Wand des Myotoms hervor."

Ich werde die Literatur über die Histogenese des Muskelgewebes nur insoweit berücksichtigen, als sie in unmittelbarem Zusammenhang mit meinen Untersuchungen steht und neueren Datums ist. Sie ist auf das eingehendste berücksichtigt und zusammengestellt in den Arbeiten von W. Felix (15) J. Schaffer (46) und F. Maurer (32). Ueber die Untersuchungen der feineren Structur der Muskelelemente hat M. Heidenhain (23) ein umfassendes Referat gegeben, auf das ich im Verlaufe meiner Darstellung mehrfach zurückkommen werde.

Die Schilderung der eigenen Untersuchungen will ich mit der Beschreibung der Beobachtungen über die muskelbildenden Zellen im embryonalen Körper beginnen. Unter dem Begriff „muskelbildende Zelle" oder „Myoblast" verstehe ich die embryonalen Elemente, welche sich nur wenig von den übrigen embryonalen Zellen unterscheiden und welche durch weitere Differenzirung sich zu Muskelfasern heranbilden können. Diese Zellen, „Myoblasten", können entweder im Urwirbel selbst entstehen und an Ort und Stelle sich weiter differenziren, oder es handelt sich um Zellen, welche zwar in directem genetischen Zusammenhang mit den Urwirbeln stehen, die sich aber nicht loco, sondern erst an anderer Stelle in Muskelfasern umwandeln.

Für die richtige Beurtheilung der sich bei der Histogenese des Muskelgewebes abspielenden Processe ist es von ausschlaggebender Bedeutung, zeitlich unmittelbar aufeinander folgende Entwicklungsstadien zur Verfügung zu haben. Die Deutung der mikroskopischen Bilder gestaltet sich ausserordentlich schwierig, da gemeinsam mit den Umwandlungsprocessen der Myoblasten gewisse Rückbildungsvorgänge im Muskelgewebe einsetzen, die nur an continuirlichen Serien auseinandergehalten werden können. Anstatt nun die Zellen in den Urwirbeln von Kaninchenembryonen verschiedener Entwicklungsstadien mit einander zu vergleichen, kann man die Myoblasten der hintereinander liegenden Urwirbel untersuchen und dadurch den Fortschritt in der Umwandlung controlliren. Es ist nämlich durch zahreiche Untersuchungen bekannt, dass die am meisten cranialwärts liegenden Urwirbel zuerst angelegt und zur Entwicklung gelangen, während

die caudalwärts gelegenen jünger sind, also gegen jene in der Entwicklung zurückstehen. Damit ist durch die Natur selbst an die Hand gegeben, die Histogenese des Muskelgewebes an einem einzigen Embryo, allerdings in begrenztem Entwicklungscyclus, zu untersuchen; mit andern Worten, die histogenetische Differenzirung geht in den oralen Urwirbeln derjenigen in den caudalen voran.

Untersucht man einen 11 Tage alten Kaninchenembryo, bei welchem zu dieser Zeit das Medullarrohr noch nicht völlig geschlossen ist, so lässt sich in den Urwirbeln noch kein Unterschied zwischen den Zellen des Muskelblattes und der Cutislamelle erkennen. Erst bei 12 Tage alten Embryonen beginnen sich Differenzen zwischen den beiden Anlagen herauszubilden: Die Zellen des Muskelblattes haben sich verlängert, sie sind cylindrisch und reich an Protoplasma geworden. Ihre Längsaxe, die in früheren Stadien senkrecht zur Sagittalaxe des Embryo gestellt war, hat sich bei manchen dieser Zellen um 90° gedreht. Andere stellen sich schief (Fig. 1) und schieben sich mit ihren zugespitzten Enden zwischen andere muskelbildende Elemente der Urwirbel ein. Häufig treten an diesen Zellen Ausläufer plasmatischer Natur auf. Diese plasmatischen Fortsätze stellen Communicationsbrücken zwischen benachbarten Zellen des Muskelblattes dar.

Manchmal findet man schon an diesen (Fig. 1) oder an mehr cranialwärts gelegenen Myotomen, dass diese plasmatischen Ausläufer bedeutend an Dicke zugenommen haben. Dadurch kommt es, dass dann der Zusammenhang zwischen den Zellen hier mehr ausgesprochen erscheint und die Zellgrenzen zwischen den hintereinander liegenden Zellen allmählich mehr und mehr verwischen. So entstehen unter Verlust der Zellgrenzen schliesslich einheitliche Zellengruppen, eine Art „Zellensyncytium", das also nicht aus einer einzigen Zelle nur durch Grössenwachstum und Kernvermehrung, sondern aus dem Zusammenfluss mehrerer gleichwerthiger Zellen entstanden ist.

Nur selten habe ich im Urwirbel auch Zellen getroffen, welche durch kolossales Wachsthum die ganze Länge des Myotoms durchziehen. In diesen Zellen war lange Zeit nur ein Kern zu sehen. Erst später ist die Kernvermehrung durch Mitose wahrnehmbar. Aus diesen Zellen entwickeln sich ebenfalls Muskel-

fasern, aber es scheinen nur wenige zu sein, die dieser Art von Zellen ihre Entstehung verdanken. Die grosse Mehrzahl aller Fasern ist als ein Gebilde zu betrachten, das aus mehreren, gleichwertigen, muskelbildenden Zellen zusammengesetzt ist.

Mit dieser letzteren Auffassung stehe ich im Widerspruch mit den Forschern, welche einzelne Muskelfasern aus einzelnen myoblastischen Mutterzellen in den Urwirbeln entstehen liessen. Die Entwickelung der Muskelfasern aus mehreren Zellen wurde bisher bei wirbellosen und niederen Wirbelthieren von manchen Autoren angegeben. Vosseler (48) giebt in seiner Arbeit über die Muskeln der Arthropoden an: „Wenn es mir nach dem ersten Auffinden der einzeln oder paarweise anzutreffenden „Urmuskelzellen" wahrscheinlich schien, dass eine Zelle die Mutter einer Faser sei, so musste doch diese Ansicht einer anderen weichen, nachdem mehrfach solche Zellen zu einer Urmuskelfaser aneinandergereiht gefunden wurden." So schreibt auch Pedaschenko (42) bei der Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung von Larnea Brachialis: „Die Quermuskeln erscheinen im ersten Monate ihrer Bildung als regelrechte Querreihen vollständig isolirter Zellen. Auf späteren Stadien bestehen sie aus Strängen, welche durch Verschmelzung dieser Zelle entstanden sind." Maurer[1]) hat bei Petromyzon festgestellt, „dass die Zellgrenzen in der Muskellamelle der Urwirbel undeutlich werden und wir somit das Muskelblatt, ehe kontractile Fibrillen auftreten, als eine einheitliche Plasmamasse auffassen müssen, in welcher die Kerne in zwei nicht ganz regelmässigen Lagen angeordnet sind." Ueber die Entwicklung des Muskelgewebes bei Säugethierembryonen äussert sich Maurer[1]), dass in gewissem Stadium der Entwicklung in dem Muskelblatte des Urwirbels „Zellen oder Fasergrenzen" nicht nachweisbar waren. Dessen ungeachtet kommt er auf Grund seiner Befunde an Längsschnitten zum Schluss, dass eine „Zelle, indem ihr Kern sich theilt, ohne dass auch der Plasmakörper diesen Vorgang mitmacht, sich zu einem Epithelbezirk heranbildet." Damit vertritt Maurer eine Anschauung, welche mir mit seinen thatsächlichen Befunden nicht im Einklang zu stehen scheint. Meiner Meinung nach ist man nicht berechtigt, die später

[1]) Literatur No. 33, p. 489.
[2]) Literaturverz. No. 33, p. 590.

zum Vorschein kommenden Muskelfasergrenzen mit den früher gesehenen Myoblastengrenzen zu identificiren. Obschon also als gesichert angesehen werden kann, dass auch bei den Säugethieren wenige Zellen durch Wachstum und nachträgliche Kerntheilung zu Muskelfasern in gewissen Fällen sich heranbilden können, habe ich jedoch auf Grund meiner Präparate die Ueberzeugung gewonnen, dass die Muskelfasern grösstentheils nicht den einzelnen Zellen, sondern den zu einheitlichen Gebilden verschmolzenen Zellgruppen gleichwerthig sind.

Mit dieser Anschauung stehen die Beobachtungen im Einklang, welche ich an zahlreichen Präparaten in Bezug auf das Auftreten von Mitosen in den Urwirbeln machen konnte. Ueberall sieht man nämlich in frühesten Stadien der Muskelzellenbildung Hand in Hand mit der Kerntheilung auch Zelltheilung einhergehen. Die so entstandenen neuen Tochterzellen liegen entweder ganz von einander getrennt, oder es restirt noch eine schmale Protoplasmabrücke, welche die Zellen miteinander im Zusammenhang hält. Auch kann oft beobachtet werden, dass eine von diesen mit protoplasmatischen Brücken vereinigten Zellen wieder in Mitose eintritt ohne den Zusammenhang mit der anderen in Verbindung stehenden Zelle zu verlieren.

Ich habe im Vorhergehenden darauf hingewiesen, dass die Zellen im einzelnen Muskelblatt der Myotome mit einander verschmelzen können. Es zeigt sich aber auch, dass die einzelnen Urwirbel selbst ihre Sonderung einbüssen können. Man sieht nämlich vielfach, dass Septen, welche zwischen den Myotomen gelegen sind, die muskelbildenden Zellen zweier angrenzender Myotome nicht verhindern, sich hie und da vermittelst plasmatischer Brücken (Fig. 2, 3, 4) zu vereinigen, wodurch die ursprüngliche Selbstständigkeit der Urwirbel verloren geht. Auf die Bedeutung dieser plasmatischen Brücken (Fig. 2, 3, 4) zwischen benachbarten Myotomen werde ich später noch Gelegenheit haben näher einzugehen.

Während so durch Entwicklung von Intercellularbrücken zwischen den einzelnen Myoblasten die territoriale Selbstständigkeit dieser einzelnen Elemente zu Grunde geht, erfährt auch die feinere Structur ihres Zellprotoplasmas eine Differenzirung: es leitet sich nunmehr die Ausbildung der contractilen quer-

gestreiften Fibrillen ein. Die muskelbildenden Zellen in den Urwirbeln sind in ersten Entwicklungsstadien von cylindrischer Gestalt und sind, wie O. und R. Hertwig nachgewiesen haben, den Epithelzellen ähnlich. Später nun, wenn die Zellen an Volumen zunehmen, finden sich im Innern der an Protoplasma immer reichen Zellen rundliche, kleine Körnchen, welche in grosser Menge auftretend den Kern umgeben und dem ganzen Protoplasma ein körniges Aussehen verleihen. Diese Körnchen, welche mit der Heidenhain'schen Färbung (mit gleichzeitiger Eosin-Nachfärbung) zur Darstellung gebracht werden können, treten oft in so enormer Menge hervor, dass das Protoplasma der Zelle, wie vollgestopft mit solchen „Granulis" aussieht. Sehr präcis tritt das bei denjenigen Zellen in Erscheinung, welche in Mitose begriffen sind.

Nachdem zwischen den meisten myoblastischen Elementen des Urwirbels der Zusammenhang vermittelst der plasmatischen Ausläufer hergestellt ist, beginnt eine Umordnung der Körnchen im Protoplasma der Zellen. Die Körnchen, welche zuerst zerstreut den ganzen Zelleib durchsetzten, ordnen sich nun zu Reihen an. Doch kann diese perlschnurartige Anordnung der Körnchen etwas früher auftreten, zu einer Zeit schon, wo der Myoblast durch keine Zellbrücken mit anderen verbunden, noch ein selbstständiges Gebilde repräsentirt. Bei dieser Umordnung der Körnchen in Reihen zeigt es sich, dass diese Erscheinung zunächst im centralen Theil des Protoplasmas auftritt; alsdann verschieben sich die so entstandenen Fibrillen peripherwärts. Am besten lassen sich diese Körnchenreihen, welche ich als primäre Anlagen der Fibrillen betrachte, durch Färbung mit Eisen-Hämatoxylin zur Darstellung bringen. Haben die Körnchen bedeutendere Grösse erreicht, so treten sie blau tingirt hervor, im Gegensatz zu den feinsten Körnchen, welche sich bei der Differenzirung entfärben und nur mit plasmatischem Farbstoff (Eosin) gefärbt erscheinen. Auch durch die Hämalaun-Eosin-Färbung lassen sich diese Körnchen veranschaulichen.

Die Frage, ob die einzelnen Körnchen einfach nebeneinander liegen, oder durch eine Zwischensubstanz verbunden sind, resp. in bestimmter Weise modificirte knötchenförmige Verdickungen derselben darstellen, soll bei Schilderung der Entwicklung der Herzmuskelfibrillen eingehend behandelt werden.

Den Mechanismus der Entstehung solcher Körnchenreihen erklärt sich S. Apáthy (4) folgendermassen: „Das Protoplasma wird unabhängig von dessen Kontractionen und ohne allerlei präformirte Bette von Strömungen mannigfacher (gelegentlich wechselnder) Richtung fortwährend durchzogen, welche die Körnchen in sich sammeln, mit sich führen und in Form von Fädchen, Netzen etc. aneinanderreihen." Die Abstände zwischen einzelnen Körnchen sind je nach dem Stadium, welches zur Untersuchung gelangt, verschieden. Je später das Stadium ist, desto mehr erscheinen die Körnchen aneinandergerückt, ohne dabei an Grösse gewonnen zu haben. Daraus folgt, dass die Zahl der Körnchen sich vergrössert, die Körnchen also sich in diesem Stadium vermehren. Wenn man dann noch spätere Stadien untersucht, so bekommt man vollkommen den Eindruck, als ob nun ein continuirlicher Faden vorläge. Dieser einheitliche, continuirlich verlaufende Faden stellt ein zweites Stadium der Fibrillenanlagen dar.

Es drängt sich jetzt die Frage auf, ob diese einheitlichen Fädchen der wirklichen Verschmelzung der hintereinander liegenden Körnchen ihre Entstehung verdanken oder ob die Abstände zwischen einzelnen sehr dicht aneinander gedrängten Körnchen so klein sind, dass bei der Tinction diese kleinsten Lücken zwischen den Körnchen nicht zur Darstellung kommen. Die Entscheidung dieser Frage erscheint ausserordentlich schwierig in Folge der charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Eisenlackhämatoxylinmethode. Soviel kann aber mit Bestimmtheit behauptet werden, dass diese Fädchen im genetischen Zusammenhang mit den Körnchen stehen. Der Beweis hierfür kann auch durch die Farbstoffreaction erbracht werden. Diese Fädchen färben sich wie die Körnchen bei Anwendung der M. Heidenhain-schen Methode intensiv und erscheinen dunkelblau oder schwarz im durch Eosin roth tingirten Protoplasma. Wenn man jedoch die Farbe sehr stark extrahirt und das Protoplasma stark mit Eosin nachfärbt, so treten die einheitlichen Fädchen roth gefärbt hervor, eine Erscheinung, die auch bei der Färbung der Körnchen auf dieselbe Weise betrachtet werden kann.

In älteren Arbeiten, namentlich in der von Wagener (49), welcher auf die Genese der Muskelfibrillen eingeht, findet sich die Angabe, dass die Präexistenz der Fibrillen ausser

allem Zweifel steht. Wagener kommt zum Schluss, dass „die Fibrille, als solche und zwar ohne Querstreifung erscheint.“ Dieselbe Auffassung vertritt Wagener in einer zweiten Arbeit. Auch Stricker hat in seinem Lehrbuch eine ähnliche Anschauung ausgesprochen. In seiner Arbeit über Mesoderm giebt Rabl (44) an, dass in einem gewissen Stadium die betreffenden Zellen „feine, stark lichtbrechende, auf dem Querschnitt als glänzende Puncte erscheinende Fäden zur Ausbildung bringen.“ Diese Fäden sind die ersten Muskelfibrillen und die Zellen selbst sind dadurch zu Muskelzellen geworden. Leider giebt Rabl nichts Näheres darüber an, ob es einheitliche Fädchen waren, oder ob schon die ersten Andeutungen der Querstreifung an denselben wahrnehmbar waren. Bardeen (7) hat bei Schweinsembryonen die Entstehung der Fibrillen untersucht und äussert sich folgendermassen: „The peripheral protoplasm seems to be much more differentiated. Here longitudinal fibrils either single or in bundles, more or less completely surround the central protoplasm. No definite cross striation can be seen in these fibrils.“ Ob jedoch Bardeen absolut keine Querstreifung an diesen primitiven Fibrillen sah, lässt sich hieraus nicht mit Bestimmtheit ersehen. Was die Zahl der am Anfang angelegten Fibrillen betrifft, so ist es schwer das in einem Stadium zu beurtheilen, wo die Zellen schon mit einander verschmolzen sind. Ich habe in meiner vorläufigen Mittheilung (21) darauf hingewiesen, dass diese Zahl sehr klein ist. Damals hatte ich jedoch keine Gelegenheit gehabt, die Entwicklung in den Zellen der Urwirbel zu untersuchen und meine Beobachtungen bezogen sich ausschliesslich auf Myoblasten, die beim Dickenwachsthum der Muskeln sich betheiligen, das heisst auf die Derivate der Urwirbelzellen. Die weiteren Beobachtungen haben jedoch gelehrt, dass die Zahl der primitiven Fädchen ziemlich gross sein kann.

Das Auftreten der Körnchenreihen ist nicht an ein abgegrenztes Zellterritorium gebunden. Schon im Stadium, wenn die Körnchen beginnen, sich in Reihen zu ordnen, kann man wahrnehmen, dass sie oft über die ursprüngliche Grenze der Zelle hinübergehen und in den Ausläufern der Zelle, resp. in der intercellulären Brücke und weiter in der benachbarten Zelle continuirlich verfolgt werden können. Dasselbe gilt auch für die continuirlich gewordenen Fädchen und auch in späteren

weiter differenzirten Entwicklungsstadien. Der Durchgang durch die verschiedenen Zellen findet meiner Ansicht nach auf dem Wege der hier vorhandenen intercellulären Protoplasmabrücken statt, die theils durch hervorgetriebene Ausläufer hergestellt sind, theils als Brücken nach durchlaufener Zelltheilung persistiren. Das Wachsthum der Fibrillen in die Länge erfolgt sehr schnell, so dass man nach kurzer Zeit die Fibrillen die ganze Länge des Myotoms durchziehen sieht. Das Protoplasma, in welchem diese Fibrillen verlaufen, verliert sein Anfangs granulirtes Aussehen, je mehr die Fibrillen in ihrer Entwicklung fortschreiten und wird mehr und mehr homogen, indem die zwischen den Fibrillen gelegenen Körnchen immer spärlicher werden. Von dieser Zeit ab setzt die Umbildung der Fibrillen in ihre definitive Form ein; es tritt eine Querstreifung derselben auf. An den mit der Heidenhain'schen Eisenlackhämatoxylinmethode gefärbten Präparaten von etwa 13—14 Tage alten Kaninchenembryonen kann man sich nunmehr überzeugen, dass die bisher einheitlich erschienenen Fädchen eine Art Segmentirung zeigen. Es sind jetzt zwei tinctoriell sich verschieden verhaltende Substanzen in den Fibrillen aufgetreten; bestimmte Abschnitte der Fibrille färben sich mit der Heidenhain'schen Methode tief blau. Diese Segmente liegen in Reihen gruppirt hintereinander. Färbt man nun mit einem Plasmafarbstoff tüchtig nach, so zeigt sich, dass diese eben erwähnten Segmente durch einen schmalen, bei Eosinnachfärbung roth gefärbten Streifen untereinander in Verbindung stehen. Diese einzelnen, mittelst der Eisenhämatoxylinmethode dunkelblau gefärbten Segmente erscheinen dann wie eingebettet in einem rothen (Eosinnachfärbung) Bande gelegen.

Für das Auftreten dieser Differenzirung in zwei Substanzen sind nur zwei Erklärungsmöglichkeiten gegeben: man muss entweder annehmen, dass die ursprünglich in Reihen angeordneten Körnchen in einem Faden wirklich vollständig verschmolzen waren, und der Faden erst nachträglich eine quere Segmentirung erfährt; oder die Verschmelzung der Körnchen war nur eine scheinbare: die sehr zahlreichen, dicht in einer Reihe zusammenliegenden Körnchen, durch verschwindend kleine Abstände von einander getrennt, haben ihre Selbstständigkeit beibehalten und jetzt entspricht jedes

Segment der Fibrille einem ursprünglichen plasmatischen Körnchen.

Die Entscheidung dieser Frage steht unmittelbar in Zusammenhang mit der Controverse, ob die vorderen homogen erscheinenden Fädchen wirklich einheitliche Gebilde waren, oder es sich bei denselben um eine feinste körnchenartige Structur handelt. Obschon die mikroskopische Beobachtung selbst hier keine absolut sichere Entscheidung zulässt — es handelt sich hier eben um Dinge, die an der Grenze des mikroskopischen Sehens gelegen sind — so glaube ich jedoch zu der Behauptung berechtigt zu sein, dass diese sich intensiv färbenden Segmente aus derselben Substanz bestehen, die in den Körnchen sich früher in Reihen gruppirt hatte. Die Frage jedoch, ob morphologisch ein Segment einem Körnchen entspricht, muss vorläufig unentschieden bleiben. In dieser Segmentirung der Fibrillen in zwei tinctoriell[1]) verschiedene Substanzen ist die erste Anlage der Querstreifung zur Ausbildung gekommen. Die sich so intensiv färbenden Segmente entsprechen in der ausgebildeten Faser der mit Q bezeichneten anisotropen Substanz, das übrige den isotropen J-Streifen. Auf die Entstehung der anderen Bestandtheile der Querstreifung werde ich unten näher eingehen. Die Fibrillen verlaufen zu dieser Zeit ziemlich regelmässig von einem Myotomseptum zum andern und passiren so eine Reihe von Zellterritorien. Nur selten liegt, wie bereits erwähnt, eine Fibrille in einer einzigen Zelle, welche sich durch starkes Wachsthum so vergrössert hat, dass sie die ganze Länge des Myotoms einnimmt. Gewöhnlich liegen die Fibrillen in den aus mehreren Zellen entstandenen Syncytien. Kommen zwischen den einzelnen Syncytien noch protoplasmatische Querverbindungen vor, so bekommt man manchmal den Eindruck, als ob eine einheitliche Plasmamasse an der Stelle der Muskelplatte vorliege. Mit fortschreitender Entwicklung ordnen sich nunmehr die Fibrillen mehr und mehr parallel zur Axe des Embryos und gruppiren sich um die Kerne.

[1]) Es muss hier darauf hingewiesen werden, dass die Unterschiede in der Affinität zu den Farbstoffen die Vermuthung nicht stützen, dass diese Substanzen sich chemisch von einander unterscheiden. Heidenhain hat vollkommen Recht, wenn er behauptet (vergl. Lit. 23 p. 93), dass verschiedene Färbbarkeit der Substanzen auf verschiedene Dichte derselben oft zurückgeführt werden muss.

Von besonderem Interesse in morphologischer Hinsicht, wie auch für die Deutung des Wachsthums der Muskelfibrillen, oder -„Säulchen“ [1]) scheinen die Enden dieser Gebilde zu sein. Wenn man die geeignet mit M. Heidenhain'scher Methode gefärbten Präparate durchsieht, so fällt es auf, dass in der Nähe der Septen, zwischen den Myotomen die Säulchen in keulen- oder spiessförmige Gebilde übergehen (Fig. 2, 3), welche an die Septa der Urwirbel, besonders an deren mediale Seite, herantreten. An dieser Stelle, zwischen den zwei Myotomen einerseits und einem regelmässig dicht an der medialen Seite der Septen gelegenem Blutgefässe (Fig. 2, 3 Bg.), welches constant an dieser Stelle zu treffen ist, bildet sich eine plasmatische Communication, wie eine Brücke, zwischen benachbarten Myotomen aus. Solche Brücken, die zuerst nur sehr schwach angedeutet hervortreten, werden bald mächtiger und stellen schliesslich eine ziemlich breite Verbindung her. Sie entwickeln sich aus plasmatischen Ausläufern der Muskelplatten der aneinanderstossenden Urwirbel und können entweder in der Einzahl oder Mehrzahl auftreten, so dass im letzteren Falle das intermyotomale Septum durch mehrere plasmatische Streifen überbrückt wird. Gerade diese plasmatischen Brücken sind nun für die weitere Ausbildung der Frillen, resp. Säulchen der benachbarten Myotome von grösster Wichtigkeit.

Es scheint nämlich, als ob von zwei benachbarten Myotomen her die Säulchen mit ihren keulenförmigen Enden sich auf die plasmatische Brücke heranschieben und immer mehr aneinander rücken (Fig. 3). Die Säulchen verbinden sich nun zuerst durch ein feines Fädchen und diese Verbindung bildet die erste Einleitung einer späteren vollständigen Verschmelzung. Es ist von Interesse zu beobachten, wie sich selbst (Fig. 4) etwas lateral gelegene Säulchen biegen, um an die Verbindungsbrücken zwischen zwei Urwirbeln zu gelangen. Wenn die Brücke zwischen zwei Myotomen schmal (Fig. 4) ist, so können sich die Säulchen an der Brücke treffen und mit einander verschmelzen. Das gegenseitige Zusammentreffen der Säulchen ist durch die oben

[1]) Ich gebrauche den Ausdruck Säulchen, welcher von Köllicker (28) angegeben und von M. Heidenhain (23) in seinem Referate ausführlich begründet wurde in dem Sinne, dass „Säulchen“ aus mehreren histologischen Fibrillen zusammengesetzt sind.

beschriebenen keulenförmigen Gebilde an den Säulchenenden begünstigt. Wenn anstatt einer mehrere Brücken zwischen Urwirbeln vorkommen, oder wenn die Brücke sehr breit ist, so treffen sich die Säulchen nicht an den Brücken selbst, sondern sie ziehen in die benachbarten Urwirbel hinein, wo dann erst die Vereinigung mit entgegenwachsenden Säulchen erfolgt. Die Stelle, wo die Verschmelzung zwischen den Säulchen erfolgte, namentlich von solchen, welche von benachbarten Urwirbeln stammten, kann oft durch die Ueberreste von diesen keulenförmigen Gebilden (Fig. 4) erkannt werden. Hier sei hervorgehoben, dass nicht alle Fibrillen derartige Verschmelzungsprocesse eingehen. Man trifft nämlich auch zahlreiche Fibrillen, welche an der Grenze des Myotoms am intermyotomalen Septum endigen. An derartigen Säulchen finden sich ebenfalls oft solche keulenförmige Gebilde. Diese keulenförmigen Gebilde zeigen auch eine fein faserige Structur, die an günstig gefärbten Schnitten deutlich erkennbar ist. Man sieht nämlich da, wo das Säulchen in die Keule übergeht und in dieser selbst feinste Fäserchen, die, wie ein Büschel dem Säulchen aufsitzen (Fig. 4). Die Säulchen, welche selbst aus Fibrillen bestehen, zerfallen eben an dieser Stelle in ein Büschel von (histologischen) Fibrillen, welche dicht bei einander liegend sich oft bei der Eisenalaunhämatoxylinmethode als eine einheitliche, keulenförmige Masse imprägniren (Fig. 2, 3 und an manchen Säulchen der Fig. 4). Diese Gebilde sind also nur als Fortsetzung der Säulchen d. h. der primitivsten Fasercomponenten zu betrachten, welche in der Nähe des intermyotomalen Septums in einzelne Fibrillen zerfallen, welche hier auseinanderweichen und Fibrillenbüschel entstehen lassen. Wenn man die späteren Stadien der Entwicklung untersucht (etwa Kaninchenembryonen 14 Tage alt), so sieht man die einzelnen Säulchen continuirlich mehrere Myotome passiren und zwar unabhängig von den Zell- und Urwirbelgrenzen.

Es würde den Rahmen des vorgesetzten Themas überschreiten, wollte ich hier die weitere Entwicklung der Myotome verfolgen.

Ich wende mich jetzt zur Beschreibung der Histogenese derjenigen Muskeln, deren Elemente im directen genetischen

Zusammenhang mit den Urwirbelzellen stehen, die aber an anderer Körperstelle erst ihre definitive Form als Muskelfasern annehmen: es ist das vor Allem die Extremitätenmuskulatur.

Krösing (29), welcher die Entwicklung der Muskeln bei menschlichen Embryonen untersuchte, ist zu der Ueberzeugung gekommen, dass man auf sehr frühe Entwicklungsstadien des menschlichen Embryos zurückgehen muss, „um die Muskelfasern in einem gewissermassen indifferenten Stadium anzutreffen, in welchem sie nur aus runden und Spindelzellen bestehen". Die weitere Entwicklung soll nach Krösing durch das Verschmelzen dieser Zellen zu Fasern erfolgen.

Den wahren Sachverhalt hat meiner Ansicht nach Götte (22) angegeben, welcher bei Entwicklung der Muskeln der Unke zuerst die Entstehung „der Stränge aneinandergefügter Spindelzellen" annimmt. Er bemerkt weiter, dass es nicht schwer ist „ihre Verschmelzung zu einer vielkernigen platten Faser anzunehmen. Gegen die Ausbildung der einzelnen Zellen zu ebenso vielen Muskelfasern in der Weise wie es bei den Stammmuskeln der Fall ist, spricht schon der Umstand, dass die Anzahl der eben fertig gewordenen Muskelfasern mit derjenigen der Zellstränge durchaus übereinstimmt, während andernfalls die erstere ganz bedeutend überwiegen müsste." Maurer (33) hat in Exträmitetenmuskeln der Säugethiere die Entstehung der Muskeln untersucht und äussert sich darüber folgendermassen: „Der Entwicklungsvorgang mag sich im Einzelnen sehr verschieden gestalten, indem eine Faser theils aus einer einfachen Zelle, theils durch Aneinanderlagerung mehrerer Zellen, theils endlich durch Abspaltung von grossen Fasern entsteht."

Ich habe nun ebenfalls die Entwicklungsvorgänge der Skelettmuskeln bei Säugethierembryonen zur Untersuchung herangezogen und bin zu dem Ergebnisse gekommen, dass dabei zwei Entwicklungsetappen zu unterscheiden sind. Die erste Periode erstreckt sich bis zum Anfang der unter dem Namen „Degenerationsprocesse" bekannten Vorgänge.

Die Neubildungsprocesse der ersten Periode lassen sich am besten an der Oberfläche der schon angelegten Muskelfasern beobachten. Man sieht da (Fig. 5, 9) protoplasmareiche, längliche mit Ausläufern versehene Zellen (Myoblasten). Die Kerne

derselben zeichnen sich durch besondere Grösse aus. Das Protoplasma dieser Zellen zeigt körniges Aussehen und zwischen den Körnchen treten oft kleine feinste Fädchen in Erscheinung. Bevor noch die ersten Spuren der Degeneration im Muskel entstanden sind, sieht man diese an der Oberfläche der Muskelanlage gelegenen Zellen sich verändern. Manche von ihnen wachsen stark in die Länge und bilden in ihrem Innern die Fibrillen (Fig. 6, 7); sie nehmen spindelförmige Gestalt an und legen sich dann dicht an die Oberfläche der Muskelanlage. Auf diese Weise können sich also in manchen Fällen die Muskelfasern aus einzelnen Zellen entwickeln. Die anderen Zellen, welche auch längliche, oft spindelförmige Gestalt haben und mit langen Ausläufern versehen sind, treten in Mitose, theilen sich in zwei Tochterzellen, die eine Zeit lang mit einander vermittelst eines Zwischenkörpers zusammenhängen (Fig. 8). Die charakteristische Zunahme der Körnchen in der Mitose, worauf ich schon bei Beschreibung der Histogenese der Urwirbelzellen hingewiesen habe, ist auch hier wahrnehmbar.

Die Zellen stellen sich dann in eine Reihe, die zur Längsachse des Muskels parallel ist und vereinigen sich mit ihren Ausläufern (Fig. 9), so dass ein Zellenverband resultirt. In den Zellkörpern kommen nun dieselben charakteristischen Processe zum Vorschein, die ich oben beschrieben habe und deren Endresultat in der Ausbildung der Fibrillen besteht. Diese sind hier wie dort ursprünglich ganz fein und einheitlich, erst später kann in ihnen die Querstreifung nachgewiesen werden.

Der Verlauf der Fibrillen in Muskelanlagen und der Myoblasten, die sich in Muskelfasern umwandeln, zeigt dasselbe Verhalten wie in den Myotomen. Die Fibrillen sind von den Zellterritorien völlig unabhängig: sie passiren die Zellkörper in vielen Fällen ohne in ihnen zu endigen und gehen in die benachbarten Muskelfasern über. Oft senden solche Zellen sehr lange plasmatische Ausläufer aus, in denen sich die Fibrillenanlagen oder definitiven Fibrillen mit charakteristischer Querstreifung nachweisen lassen.

Der Muskel wächst, wie mir scheint, durch Apposition der muskelbildenden Elemente in die Dicke; sie lagern sich der Oberfläche der bestehenden Muskelanlage an. Ich kann mit

Krösing (29) nicht übereinstimmen, wenn er angiebt, „dass das Dickenwachsthum des Muskels interstitiell erfolgt, indem immer neue Zellen zwischen den jungen Fasern gebildet werden, welche sich an die bereits fertigen Fasern anlegen und mit ihnen zusammenfliessen." Ich habe immer nur an der Oberfläche der Muskelanlage, nicht aber zwischen den schon existirenden Muskelfasern die Processe der Neubildung vorsich gehen sehen. Die Zellen, welche interstitiell zwischen den Fasern sich oft finden, sind schon als Degenerationsproducte der Muskelfasern anzusehen: Es sei hier hervorgehoben, dass jene Muskelfasern, welche aus Zellenverbänden entstanden sind und sich dann zu primitiven Muskelfasern umgewandelt haben, immer sehr dicht bei einander liegen. Vor dem Anfange des Degenerationsprocesses sind sie so zusammengedrängt, dass zwischen den Muskelfasern keine oder nur äusserst schmale Lücken vorhanden sind (Fig. 10 a). Die Bedeutung dieser Processe hat Schaffer[1]) in einer sehr zutreffenden Weise ausgedrückt: „So kommt der Sarkolyse auch eine modellirende Thätigkeit zu, was ich am besten durch den Vergleich mit den Vorgängen im wachsenden Knochen ausdrücken zu können glaubte."

Die zu dieser Zeit einsetzenden Degenerationsprocesse sind oft Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen Diese Rückbildungsprocesse wurden hauptsächlich von S. Mayer (34, 35) Barfurth (8) Bataillon (9, 10) Schaffer (46) — von dem letzten bei den Säugethieren — und in der letzten Zeit von Bardeen (7) eingehend geschildert; darum sei hier von einer Beschreibung dieser Vorgänge Umgang genommen. Die von mir gegebenen Abbildungen (Fig. 10, 11, 12, 13) zeigen den Unterschied zwischen den Neubildungs- und Rückbildungsprocessen sehr eklatant.

Die zweite Periode der Entwicklung der Muskelfasern beginnt mit dem Rückbildungsprocess, d. h. physiologischen Degeneration einer Anzahl der angelegten Muskelfasern. Den von S. Mayer (34, 35) geschilderten Verlauf der Rückbildungsprocesse kann ich in vollem Umfange bestätigen. Dieselben werden durch ein Auseinanderweichen der dicht zusammengedrängten Fasern eingeleitet. Hieran schliesst sich eine Continuitätstrennung der Fasern der Quere nach; „erst durch

[1]) Literaturverz. No. 46 p. 124.

diesen Process entstehen die typischen Sarkolyten" (S. Mayer). Später büssen dann diese Sarkolyten ihre Querstreifung ein und werden zu homogenen Gebilden. Bei einem anderen Typus der Rückbildung sieht man die Muskelfasern zuerst noch dicht bei einander liegen (Fig. 10 a) die Fibrillen - Säulchen brechen, krümmen sich nach rückwärts, wobei eine charakteristische hakenförmige Einbiegung der Fibrille an dieser Stelle erfolgt (Fig. 10 b). Die Kerne, welche wahrscheinlich bisher durch die Spannung der sie umgebenden Fibrillen in ihrer charakteristischen Lage — mit ihrer Längsachse parallel zur Längsachse der Fasern — und in ihrer charakteristischen elliptischen Gestalt gehalten wurden, nehmen jetzt unregelmässige Formen an und stellen sich schief oder quer zur Längsachse (Fig. 10 c). Das Protoplasma (Sarcoplasma) gruppirt sich um den Kern herum und hängt mit benachbarten Muskelfasern zusammen. Die Zellen bekommen dadurch sternförmige Gestalt (Fig. 10 d, 11 a, 12 a). Ein Vergleich dieser aus der Degeneration entstandenen Zellen mit den myoblastischen (muskelbildenden) Elementen (Fig. 9) zeigt auffallende Unterschiede, so dass eine Verwechslung der beiden Gebilde nicht leicht statt haben kann. Bei den muskelbildenden Zellen, welche sich der bestehenden Muskelanlage anlagern, zeigt die Entwicklung der Querstreifung dieselben Charaktere, welche ich schon bei den Urwirbeln geschildert habe — in den degenerirenden Muskelfasern jedoch kommt es zu einer Schwellung und Verklumpung der Fibrillen, resp. einzelnen Säulchen —, Abschnitte, die sehr unregelmässig aussehen: Das Protoplasma der Degenerationsproducte (Fig. 12) erscheint mehr homogen, das dem Sarcoplasma in vieler Hinsicht gleicht; in ihm sind ferner niemals jene charakteristischen kleinen Körnchen-Reihen oder -Fädchen sichtbar, die in den an der Peripherie gelegenen muskelbildenden Zellen gefunden werden. Die Fortsätze, welche von diesen Zellen entspringen, gehen in allen möglichen Richtungen (Fig. 11 a, 12 a); bei den muskelbildenden Zellen jedoch sind sie mehr nach vorne und hinten gerichtet (Fig. 9). Sehr charakteristische Unterschiede sind auch an den Kernen zu sehen: die Kerne der in Degeneration begriffenen Zellen (Fig. 12) sind blass und arm an chromatischer Substanz; die in muskelbildenden Zellen sind bedeutend grösser (vergl. Fig. 9), reich an leicht färbbarer Substanz und scharf

conturirt. Der Unterschied besteht auch in der Entstehung der Fibrillen, die in den an der Oberfläche liegenden Zellen oft in verschiedenen Entwicklungsstadien zu treffen sind. In den aus Degeneration entstandenen Zellen hingegen, vermissen wir immer diese charakteristischen Processe, die zur Ausbildung der primitivsten Fibrillen führen. Vergleicht man die Abbildungen an meinen Tafeln (Fig. 9) mit denjenigen von Margo (31, Taf. II, Fig. 8), oder Paneth (41, Taf. II), so wird man leicht im Stande sein, sich zu überzeugen, dass die von mir beschriebenen Myoblasten mit den Sarcoblasten von Margo und Paneth absolut nichts Gemeinsames haben. Ich glaube auf Grund meiner Untersuchungen die Resultate von Barfurth (8) und Mayer nur bestätigen zu können und halte die von Margo und Paneth gegebenen Abbildungen der Sarcoblasten für Zerfallsproducte.

Meine Fig. 12 stellt das Bild der Degeneration in der letzten Phase ihres Verlaufs dar. An manchen Zerfallsproducten ist noch die faserige Structur der degenerirten Muskelfasern erkennbar. Die anderen zeichnen sich durch körniges Aussehen aus. Es ist interessant zu sehen, wie lange die Kerne solcher Elemente ihre Fortpflanzungsfähigkeit beibehalten. Wir treffen z. B. hier in der Abbildung 12 eine karyokinetische Figur mit sehr deutlichen Centrosomen, obschon der Degenerationsprocess schon weit vorgeschritten ist. Der Vergleich dieser Abbildung mit den oben angegebenen Figuren von Margo und Paneth beweist auch, dass die erwähnten Autoren Degeneration als Neubildungsprocess beschrieben haben.

Es kommt noch eine Form von Degeneration vor, welche auf Fig. 13 abgebildet ist. Das Protoplasma solcher Muskelfasern büsst seine charakteristische Structur ein. Es sieht vollständig homogen aus und im Protoplasma sind zahlreiche Vacuolen wahrnehmbar. Die Kerne sind blass und verlieren ihre regelmässige ovale Form. Solche Degenerationsformen habe ich bei älteren Embryonen getroffen.

In Bezug auf die Schicksale der degenerirten Muskelfasern bin ich der Meinung, dass die Mehrzahl dieser Zellen, wie ich aus dem Aussehen der Kerne schliesse, vollkommen zu Grunde geht. Ob jedoch das Material mancher Zellen bei den Säugethieren in der nachfolgenden Regeneration theilnehmen kann, vermag

ich zur Zeit nicht mit absoluter Sicherheit festzustellen. Es ist jedenfalls sicher, dass an Stelle der zu Grunde gegangenen Muskelfasern sich Bindegewebe und Gefässe entwickeln.

In anschliessenden Entwicklungsstadien, bei einem 16 Tage alten Kaninchenembryo, sehen wir die Fibrillen an der Oberfläche der Muskelfaser angeordnet. Die Kerne sind im Protoplasma central in einer Reihe geordnet. Durch diese zum Kern periphere Anordnung der Fibrillen werden schon jetzt jene Hohlräume [Felix (15) Schaffer (46)] angedeutet, welche mit hellem, schwer färbbarem Sarcoplasma gefüllt sind. In den nach den Degenerationsprocessen zurückbleibenden Muskelfasern schreitet die Weiterentwicklung der Fibrillen in der Weise fort, dass eine Längsspaltung derselben erfolgt. Ein häufig in diesem Stadium beobachtetes Bild ist dann eine gabelförmige Teilung einer Stammfibrille in 2 Aeste. Die abgezweigten 2 Fibrillen erscheinen von der Gabelungsstelle an bedeutend schmäler als die Stammfibrille. Die durch Längsspaltung entstandenen Fibrillen legen sich oft dicht aneinander; ihre Zahl wächst durch nachfolgende wiederholte Spaltung, wodurch die Fibrillenbündel, nach Kölliker, Heidenhain, „Säulchen" entstehen. S. Apáthy (2—5) war der erste, welcher die Längsspaltung der Fibrillen bewiesen hat. Er hat nämlich auf die Längstheilung der Fibrillen (sowohl der Myo- wie Neurofibrillen) wiederholt in seinen Publicationen hingewiesen und dieselbe theoretisch begründet. Maurer hat später die Vermehrung der Fibrillen durch Längsspaltung erklärt. Bei der Schilderung der Entwicklung der Fibrillen in den Muskelanlagen von Teleostiern[1]) giebt er nämlich an, dass, nachdem die Fibrille zur Entwicklung gekommen ist, „diese Fibrille durch Längstheilung in eine grössere Anzahl radiär zu einander gestellter feinerer Fibrillen zerfällt."

Die theoretische Begründung der Lehre von der Längstheilung der Fibrillen, sowie eine erschöpfende Definition des Begriffes „Fibrille" (Molekularfibrille, histologische Fibrille, Säulchen) finden wir in den Arbeiten von M. Heidenhain. Er äussert sich darüber folgendermassen: „die Molekularfibrillen vermehren sich ebenso durch Spaltung, wie die Fibrillen und Säulchen, ja genauer gesagt, die Spaltung der lebenden Moleküle

[1]) Literaturverz. No. 33 p. 566.

ist die erste Ursache oder die Grundlage der specifischen Form der Vermehrung der gröberen Fäserchen.“ [1]) Die Anschauung von Schaffer (46), dass „eine fortdauernde Differenzirung neuer fibrillärer Substanz von Seite des kernführenden Protoplasmas stattfindet“ — kann meiner Ansicht nach nur in dem Sinne aufrecht erhalten werden, als das Sarkoplasma zum Wachsthum in die Dicke für Mutterfibrillen Material liefert, dass jedoch die Vermehrung selbst durch Längsspaltung erfolgt.

Bis jetzt habe ich die Entwicklung der Querstreifung nur bis zu dem Punkt beschrieben, wo die primitiven Streifen Q und J aufgetreten waren. Die Säulchen in definitiv ausgebildeten Fasern sind nun bekanntlich so gruppirt, dass die gleichnamigen Streifen der gesammten Fibrillenmasse in derselben Querebene gelegen sind. Diese charakteristische Gruppirung der Fibrillen in der Querrichtung kommt jedoch erst im Laufe der Entwicklung deutlich zum Vorschein. Gleichzeitig aber mit dem Auftreten dieser eigenthümlichen Gruppirung der Fibrillen erscheinen auch die Streifen Z und später M, welche bisher nicht wahrnehmbar waren. Ich glaube in dieser Beobachtung eine Stütze für Heidenhain's Anschauung gefunden zu haben, der diese Streifen J und M als „Querverbindungen der gleichgerichteten Plasmafäden“ erklärt [M. Heidenhain (23)]. Der Zusammenhang dieser queren Membranen M und Z mit den Fibrillen resp. Säulchen wird fester als die Cohäsion dieser queren Membran selbst: man sieht häufig Säulchen durch morphologische Processe (Verlagerung des Kernes, Längsspaltung der Fasern, beginnende Degenerationsprocesse) aus dem Zusammenhange gelöst und vollkommen isolirt. Die Streifen Z und M werden jedoch in diesen Fällen nicht vermisst, sondern sie sind in innigster Verbindung mit den übrigen Componenten der Muskelfibrillen. So sieht man z. B. auf Fig. 14, wo ein Säulchen von den übrigen abgetrennt ist, auch auf diesem Säulchen den Streifen Z ganz deutlich. Würde der Verband dieser Membranen mit den Fibrillen ein weniger intensiver sein,

[1]) Was die nähere Begründung dieser Lehre anbelangt, muss auf die Arbeiten von Apáthy (2, 3, 5) und Referat von M. Heidenhain (23,24) wie auch auf seine Arbeit: „Ueber das wahre Wesen der faserförmigen Differenzirung“ hingewiesen werden. Im Referat sind auch die Ansichten anderer Autoren, auf die ich hier nicht eingehen kann, gründlich berücksichtigt.

so müsste mit Recht erwartet werden können, dass diese Querstreifen aus dem Verbande der Fibrillen oder Fibrillensäulchen wenigstens in vielen Fällen gelöst, resp. herausgerissen werden. Gewöhnlich ist es aber nicht der Fall (vergl. Fig. 14).

Bezüglich der Zeitbestimmung der Entstehung der Querstreifung in den Fibrillen beim Menschenmuskel, kann ich mit den Angaben von Krösing nicht übereinstimmen. Er sieht „im jungen Muskelgewebe eines fünfmonatlichen menschlichen Embryo die Fasern mit schwacher Querstreifung versehen, vielfach jedoch noch homogen, feinkörnig oder in einer Weise längsgestreift, dass die Bänder vollkommen lockeren Bindegewebsbündeln ähnlich sind.“ Ich habe am Muskel eines 10 wöchentlichen Embryos, den ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, die Querstreifung schon vollkommen entwickelt gefunden. Es erscheint daher nicht ausgeschlossen, dass Krösing (29) hier in Degeneration begriffenes Gewebe vor sich gehabt hat. Die Vermehrung der Muskelfasern in der zweiten Entwicklungsetappe, d. h. nach dem Abschluss der Degeneration erfolgt durch Längsspaltung der Fasern. Ueber die Längsspaltung und die daraus resultirende Vermehrung der Muskelfasern beim Menschen hat W. Felix (15) zutreffende Beobachtungen mitgetheilt. Er spricht sich darüber folgendermassen aus: „Von einer bestimmten Grenze an, die zwischen der Mitte des dritten Monats und dem vierten Monat liegen muss, beginnt wieder eine Vermehrung der Faserzahl, dieses Mal nur durch Längstheilung der vorhandenen Fasern.“ Ich habe Gelegenheit gehabt, die Muskeln eines zehnwöchentlichen Embryos daraufhin eingehender zu untersuchen. Derartige Bilder, wie sie W. Felix beschreibt und welche schon früher Apáthy (2) bei Wirbellosen beobachtet hat, finden sich ausserordentlich zahlreich. Es erscheint nun von besonderem Interesse zu eruieren, wie sich die Querstreifung in den in Längstheilung begriffenen Fasern verhält. Es ist ja bekannt, dass die isotrope und anisotrope Substanz in derselben Querebene im gesammten Muskel-Säulchen, resp. allen Fibrillen der ganzen Muskelfaser gelegen ist. Bei der Beobachtung einer in Längstheilung begriffenen Faser ist nun die Orientirung dieser Streifen unterhalb der Gabelungsstelle verändert d. h. die gleichnamigen Querscheiben liegen in den „Tochterfasern“ nicht mehr in derselben Ebene. Wenn wir aber die Gruppirung der Quer-

streifen bis zu einer Stelle verfolgen, welche ziemlich weit oberhalb der Gabelungsstelle liegt, so kommt die charakteristische Orientirung wieder aufs deutlichste zum Vorschein. Diese Beobachtung ist meiner Ansicht nach ein Beweis dafür, dass es sich wirklich um Spaltung einer Muskelfaser handelt, dass also nicht „mehrere Fasern dicht gedrängt zusammenliegen und eben nur an dieser Stelle (wo die Spaltung auftritt) ihre Vielheit kund geben" (Felix)[1]). Es kommt jedoch auch andererseits vor, dass die charakteristische Gruppirung der Streifen bis an die Gabelungsstelle beibehalten ist (Fig. 15).

Daraus geht hervor, dass in der Art der Vermehrung der Fibrillen und Muskelfasern eine Analogie besteht, da die Längsspaltung sowohl bei den Fibrillen, wie bei den Muskelfasern sich feststellen lässt.

Kerntheilung im embryonalen Muskelgewebe.

Seit den Untersuchungen von O. und R. Hertwig ist es bekannt, dass die Muskeln aus den nicht differenzirten embryonalen Epithelzellen ihren genetischen Ursprung nehmen. Diese Thatsache hat auch in den später erschienenen Studien über Mesoderm von Rabl (44) volle Bestätigung gefunden[2]). Zur Zeit, als die Zellen, welche sich zunächst zu Muskelfasern herausbilden, noch den Epithelzellen ähnlich sind (Urwirbel eines 5 mm langen Kaninchenembryos) theilen sich die Kerne auf karyokinetischem Wege in der Weise, dass die Kerntheilung gewöhnlich durch Zelleibstheilung begleitet ist. Es kommt jedoch schon in diesen ersten Stadien vor, dass die Kerntheilung vor sich geht und Zelleibstheilung ausbleibt, was die Entstehung einer zweikernigen Zelle zur Folge hat. Schon in dieser ersten Entwicklungsperiode, wo die Muskelzellen ihren epithelialen Charakter noch nicht vollkommen eingebüsst haben, fällt schon während der Mitose die Zunahme an plasmatischen Körnchen auf, welche als präexistirendes Material für die Bildung der contractilen Substanz zu betrachten sind. In weiter vorgerückten Stadien erfolgt während der Mitose eine weitere Vermehrung dieser Körnchen.

[1]) Literatur No. 15 p. 241.

[2]) „Die mediale Lamelle des Urwirbels hat dabei den Charakter eines einschichtigen Cylinderepithels beibehalten und es stellen also die Muskelzellen echte Muskelepithelien dar."

Dass dieselben eben in der Zeit der Mitose so deutlich hervortreten, muss meiner Ansicht nach darauf zurückgeführt werden, dass im Innern der achromatischen Spindel sich nur flüssiges, durch helleres Aussehen ausgezeichnetes Protoplasma ansammelt. So müssen alle Körnchen, welche vor der Mitose überall im Zelleibe gleichmässig zerstreut waren, jetzt peripherwärts rücken, da der ganze centrale Theil der Zelle durch die mitotische Figur selbst eingenommen wird.

Eine ähnliche Zunahme der Körnchen lässt sich auch in den Zellen constatiren, welche als myoblastische Elemente an der Bildung der Muskeln in verschiedenen Körperregionen betheiligt sind. Es kann unter Umständen schwer sein, Bindegewebszellen von Myoblasten zu unterscheiden; in solchen Fällen wird die Diagnose gerade durch den Körnchenreichthum der letzteren Zellelemente gesichert, wie das schon Bardeen (7) hervorhebt: „Where undergoing mitotic division however the myoblasts are larger and contain more deeply staining granules then the dividing connective tissue cells.“

In späteren Stadien, wenn die Myoblasten schon mit einander verschmolzen sind und eine Art von Syncytium bilden, und der Kern in Mitose tritt, entsteht in der unmittelbaren Umgebung der karyokinetischen Figur ein eigenthümliches plasmatisches Territorium, welches scharf vom übrigen Protoplasma abgegrenzt ist. Dieses der Misose zugehörige Territorium wird durch Hervortreten grober schwarzer Körnchen gekennzeichnet. Solche Körnchen, obschon bedeutend feiner, treten auch in dem ganzen, im Bereiche des mitotischen Processes gelegenen Raum auf. Die Mitose hat sonst einen regulären Verlauf; sie führt zur Entstehung zweier Tochterkerne. Zwischen zwei Tochterkernen bleiben eine Zeit lang die Ueberreste der Centralspindel — als Zwischenkörperchen zurück.

In noch späteren Stadien, wenn das Muskelgewebe zu den definitiven Muskelfasern sich formirt hat, können die ruhenden Kerne ihrer Lage nach in „innen- und randständige“ Kerne getheilt werden. Die innenständigen Kerne finden sich in den früheren, die randständigen in späteren Phasen der Entwicklung. Auf die Genese der „randständigen“ Kerne, welche von den „innenständigen“ abzuleiten sind, werde ich später noch Gelegenheit haben, einzugehen.

Die Gestalt der ruhenden Kerne der Myoblasten ist länglich elliptisch, das Chromatin der Kerne in einer dünnen Schicht an der Kernperipherie ausgebreitet und im Inneren derselben sind kleine Chromatinbrocken zerstreut. Auf günstigen Durchschnitten ist auch ein Kernkörperchen wahrnehmbar, welches oft exquisit roth tingirt erscheint, wodurch ein auffallender Kontrast zwischen brillant rothen Nucleolen und den blau gefärbten Chromatinbrocken zu sehen ist.[1]) Die Kerne zeichnen sich durch grosse Elasticität aus. Diese Thatsache wird treffend durch solche Muskeln illustrirt, welche bei älteren Embryonen vor der Fixirung vom Knochen abgetrennt wurden, und sich deshalb in hohem Grade contrahiren konnten. In solchen Fällen haben die länglich ovalen Kerne eine runde oder platte, d. h. in querer Richtung ovale Form angenommen, was besonders in der Nähe der Schnittebene auffällig ist. Auch sieht man öfters Eindrücke an den Kernen, die von andern, nebenan liegenden hervorgerufen wurden. In der Literatur finden sich nur wenige Angaben, welche auf die Kerntheilung im quergestreiften Muskelgewebe Bezug haben. Auch das Vorhandensein von Centrosomen im Muskelgewebe ist bis jetzt noch nicht festgestellt. Vor Allem finden sich Angaben über die mitotischen Processe im ganz jungen Muskelgewebe. So behauptet Nicolaides (40): „In ganz jugendlichem Alter wächst die Muskelfaser der Breite nach viel mehr, als später. Sehr interessant ist nur, dass ich gerade in dieser Zeit die meisten karyokinetischen Figuren finde"; von Kölliker (28) hat in seinem Lehrbuch der Gewebelehre einige mitotische Figuren in quergestreiften Muskelfasern von Siredonlarven abgebildet. Morpurgo ist der Meinung: „die Neubildung der Muskelfasern ist von einem mitotischen Kerntheilungsprocesse an noch wenig differencirten Elementen eingeleitet."

Die Angaben, die wir in der Literatur der pathologischen Histologie finden (Neuwerk, Weber, Zaborowsky, Galleotti, Levi u. A.) können nicht ohne Weiteres auf die

[1]) Diese Erscheinung lässt sich am leichtesten bei den Muskeln der Salamanderlarven nachweisen. In diesen Muskeln, die ich auch als Vergleichungsobject untersucht habe, sind in den Kernkörperchen oft kleine runde Vacuolen zu bemerken, die meist randständig im Kernkörperchen liegen.

embryonale Neubildung übertragen werden; dem Regenerationsprocesse nach Verletzungen oder pathologischer Zerstörung des Gewebes können oft andere formative Processe zu Grunde liegen als sie bei der embryonalen Myogenese vorkommen. Bei meinen Untersuchungen habe ich Gelegenheit gehabt, alle Stadien der Mitose sowohl in den innenständigen, wie auch in den bereits randständigen Kernen zu beobachten. Die untersuchten Muskelfasern waren reich an Fibrillen, an welchen alle charakteristischen Streifen vollkommen differenzirt waren.

Die erste Erscheinung bei Eintritt der Mitose an Muskelfasern besteht in einem Deutlicherwerden des chromatischen Kerngerüstes und dem Verschwinden der Nucleolen. Begleitet sind diese Vorgänge von einer Structurveränderung des Protoplasmas in der unmittelbaren Umgebung der innen- wie auch randständigen Kerne. Wenn wir einen innenständigen Kern in der Mitose beobachten, so fällt es gleich auf, dass die dem Kern zunächst gelegenen Fibrillen der Muskelfasern sich ausbiegen, etwas auseinander weichen und das körnchenreiche Protoplasma sich unmittelbar um den Kern sammelt. Manche Fibrillen machen den Eindruck, als ob sie gerade an dem der mitotischen Figur zugehörigen Protoplasma-Territorium in ihrer Continuität unterbrochen wären.

Wenn an den randständigen Kernen der mitotische Process beginnt, sind diese Kerne sammt dem sie umgebenden protoplasmatischen Saume an der Oberfläche der Muskelfaser hervorgetreten. Man gewinnt dabei den Eindruck, als ob die mitotische Figur (Fig. 16) in einer aus der Muskelfaser hervorgetriebenen Plasmamasse gelegen sei. Auf Grund derartiger Bilder hat wahrscheinlich Calderara (12) behauptet, dass bei der Neubildung des Muskelgewebes von Froschlarven und Kaninchenembryonen sich keine mitotische Theilung der Kerne finde; wenn solche beschrieben worden seien, so seien über oder unter den Fasern liegende Bindegewebskerne für Muskelkerne gehalten worden. Dieser Anschauung von Calderara muss ich auf Grund meiner Untersuchungen aufs Entschiedenste widersprechen.

Ein besonderes Augenmerk habe ich auf die Centrosomen gerichtet, da derselben bisher für das differenzirte quergestreifte

Muskelgewebe in der Literatur keine Erwähnung geschehen ist. Im Knäuelstadium habe ich seitlich vom Kern den Centralkörper sehen können; die mitotische Figur im Muttersternstadium zeigt nichts von der Normal Abweichendes. Zu beiden Seiten der zur Aequatorialplatte angeordneten Chromosomen sieht man zwei deutliche Kegel achromatischer Fäden (Fig. 16). An den beiden Polen der mitotischen Figur kommen hier bei Heidenhain'scher Färbung deutliche runde schwarze Centralkörper zum Vorschein und von ihnen geht eine typische Polstrahlung nach allen Seiten aus (Fig. 16).

Aufs Deutlichste sind die Centrosomen auch im Diasterstadium noch zu sehen (Fig. 17). Das Chromatin und die Centralspindel sammt ihren Centrosomen liegen während des Diasterstadiums Anfangs auf eine Axe orientirt (Fig. 17); bald aber treten Veränderungen ein, welche von M. Heidenhain, als Telophasen bezeichnet wurden (Fig. 18, 19). Die Centralspindelfasern werden mit ihren äquatorialen Anschwellungen dicht zusammengedrängt, so dass im Inneren der Muskelfaser ein typischer, sich intensiv färbender Zwischenkörper zu Stande kommt. Ein derartiger Zwischenkörper ist in Fig. 18 und 19 dargestellt. Die chromatischen Massen haben sich nun in ihrer Lage zur Centralspindel verändert. Einen ähnlichen Fall von Zwischenkörperbildung ohne gleichzeitige Theilung des Zelleibes habe ich (19) bereits bei anderer Gelegenheit, nämlich bei den vielkernigen Spermatocyten von Helix pomatia beschrieben und abgebildet. Es ist das ein neuer Beleg dafür, dass die Zusammenraffung der Centralspindel und die Ausbildung des Zwischenkörpers von der ringförmigen Einschnürung der peripheren Grenzschichte des Zelleibes völlig unabhängig ist. Im Diasterstadium ist an der concaven Seite der dichten chromatischen Figur noch je ein Ueberrest des achromatischen Kegels und das Centrosoma zu finden (Fig. 18).

Endlich bildet sich um die ganze chromatische Masse herum je eine Kernmembran und so entstehen zwei Tochterkerne. Auch zu dieser Zeit noch, wenn also bereits eine deutliche Kernmembran besteht, ist zwischen den beiden Kernen ein Ueberrest des Zwischenkörpers sammt Spuren der Centralspindelreste (Fig. 19, 20) sichtbar.

Während des Verlaufes des karyokinetischen Processes ge-

winnt das die mitotische Figur umgebende Protoplasma körniges Aussehen. Diese Körnchen, die sich sehr intensiv mittelst Eisenhämatoxylin färben, treten im Protoplasma schon im Monasterstadium hervor; im Diasterstadium (Fig. 17) und dann noch in den Anaphasen nimmt die Zahl dieser Körnchen zu, so dass die mitotische Figur von grobkörniger Protoplasmamasse umgeben ist. Ueber die Herkunft der im Protoplasma auftretenden Körnchen vermag ich ein abschliessendes Urtheil nicht zu geben. Es erscheint mir jedoch nicht als ausgeschlossen, dass ein Theil der Fibrillen, welche während der Mitose den Kern ausgebuchtet umschliessen, eine lokale Rückbildung erfährt und dass diese Körnchen als Rückbildungsproducte lokal degenerirter Fibrillen zu betrachten sind.

In der ersten Periode der Entwicklung des Muskelgewebes vermehren sich die Kerne ausschliesslich auf karyokinetischem Wege; amitotische Theilung scheint nicht vorzukommen. Erst in der zweiten Periode der Entwicklung, also in der Zeit nach der sogenannten physiologischen Degeneration mancher Muskelfasern kommen auch Kerne vor, die in amitotischer Theilung begriffen zu sein scheinen. In der die Regenerationsprocesse behandelnden Literatur sind derartige directe Kerntheilungsvorgänge namentlich durch die Untersuchungen von Levi und Galeotti (18), u. A. bekannt; in embryonalen Muskeln wurden sie bis jetzt nur von Morpurgo (38, 39) bei embryonalen und neugeborenen weissen Ratten, als wahrscheinlich angesehen. „Leider“ — fügt Marpurgo hinzu — „habe ich trotz eifrigen Suchens bis jetzt keine sicheren mikroskopischen Bilder von Phasen der Amitose an den Muskelkernen entdecken können“. Bei Salamanderlarven ist es mir nicht gelungen in Muskelfasern zu der Zeit, wo indirecte Kerntheilung zu beobachten war, auch die directe nachzuweisen. Eine derartige directe Kerntheilung, wie ich sie bei Säugethierembryonen in Muskeln finden konnte, stellt die Figur 21 dar. Hier kann man die charakteristische Einschnürung des Kernes, wie sie bei Amitose vorkommt, leicht erkennen und durch die Lage des Kernes ist auch die Vermuthung ausgeschlossen, dass diese Einschnürung auf Eindrücke der benachbarten Zellen zurückzuführen wäre. — Derartige amitotische Kerntheilung scheint jedoch auch bei Säugethiermuskeln nur selten vorzukommen. Ob die durch die Amitose entstandenen

Tochterkerne zu weiterer Fortpflanzung fähig sind, ist schwer zu entscheiden; dass aber gewisse Unterschiede zwischen den durch indirecte und directe Theilung entstandenen Kernen bestehen, ist durch Fischel (16) nachgewiesen worden. Er hat gesehen, dass an intravitalgefärbtem Muskelgewebe von Salamanderlarven neben den „Granulis", die in oder zwischen den Muskelfasern liegen und sich intravital färben lassen „zumeist auch noch mit Neutralroth stark gefärbte Gebilde von Form kurzer schmaler Stäbchen liegen. Das Bild dieser Färbung erinnert oftmals sehr an die (amitotischen) Kerntheilungsfiguren, welche Godlewski vor kurzem an quergestreiften Muskelfasern beschrieben hat; mit Rücksicht auf den Umstand, dass die übrigen Kerne der vitalen Färbung gegenüber sich stets ablehnend verhalten, wäre es von Interesse festzustellen, ob eine vitale Färbung durch Amitose entstandener Kerne möglich ist." Wenn auch das Wesen der intravitalen Färbbarkeit der Kerne (Chemische Reaction, diffuse Durchtränkung [nach Fischel] mit Farbstoff) als noch nicht vollkommen geklärt erscheinen mag, so kann man doch auf Grund der Beobachtungen von Fischel (16) vermuthen, dass sich die auf mitotischem Wege entstandenen Kerne wesentlich von den durch Amitose entstandenen unterscheiden. Eine Längsspaltung der Kerne, welche ich bei den Salamanderlarvenmuskeln sah, konnte ich bei Säugethierembryonen nicht bemerken.

Von Interesse sind die Begleiterscheinungen, welche bei Auswanderung der axial gelegenen Kerne an die Peripherie der Muskelfasern zu beobachten sind. Derartige Kerne nehmen bedeutend an Volumen zu und drängen die sie umgebenden Fibrillen auseinander, wobei die Orientirung gleichartiger Querstreifen in einer Ebene oft verloren geht. Später verschieben sich die Fibrillen mehr nach einer Seite des Kernes, so dass zwischen den Fibrillen eine Spalte entsteht, durch welche der Kern nach aussen gelangt. Bei weniger voluminösen Kernen erfolgt die Auswanderung in der Weise, dass die Fibrillen, resp. Säulchen nur eine kleine Lücke freilassen, durch welche sich der Kern hindurchzuschieben beginnt (Fig. 22), bis er schliesslich vollkommen nach aussen getreten ist. Die hierbei zu beobachtenden Bilder erinnern an die von Bardeen (7) angegebene Fig. 48, welche er, als „steps in the passage of the

nuclei from central to peripheral positions" auffasst. Was den Mechanismus dieses Vorganges anbetrifft, so scheint mir am wahrscheinlichsten zu sein, dass er auf die Activität der Fibrillen zurückgeführt werden muss, dass also mit andern Worten die Kerne hiebei nur eine passive Rolle spielen.

Aus der Fig. 15 ersehen wir ebenfalls, dass die in einer Muttermuskelfaser axial gelegenen Kerne durch Längstheilung der Fasern in Tochtermuskelfasern randständige Lage annehmen.

Die Entwicklung des Herzmuskels.

Nachdem ich einen Einblick in die Histogenese der Skeletmuskeln gewonnen hatte, war es von Interesse auch die Entwicklung der unwillkürlichen quergestreiften Muskulatur des Herzens in die Untersuchung hereinzuziehen. Das Myocardium des Herzens der Säugethiere soll nach bisherigen Literaturangaben aus kurzen quergestreiften, cylindrischen einkernigen Zellen bestehen, die oft an den Enden treppenartig abgestuft sind. Nach diesen fast allgemein verbreiteten Vorstellungen sollen diese Zellen vollkommen abgegrenzt sein und in Reihen hinter einander liegen. Ueber die histogenetische Entwicklung des Myocardiums finden wir in den Lehrbüchern der Entwicklungsgeschichte nur wenige Angaben. Sehr interessante Bemerkungen über Entwicklung des muskulösen Theiles des Herzens finden wir in der im Jahre 1861 erschienenen Publication von Weissmann (51). Er ist auf Grund seiner Untersuchungen bei Vögeln und Säugethieren zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Herzmuskulatur aus Balken zusammengesetzt ist; „die Zellen aber, aus welchen er (der Balken) beim Embryo zusammengesetzt war, verschmelzen zu einer Anzahl von Bündeln, welche ganz wie die Balken im Grossen, so hier innerhalb des Balkens mannigfach untereinander anastomosiren und ein Netzwerk mit kürzeren oder längeren Maschen bilden."

Fredericq (17) hat ebenfalls der Entwicklung des Herzmuskels einige Bemerkungen gewidmet und äussert sich darüber folgendermassen: „Examiné à un grossissement 500 il se montre composé des mêmes élements que les muscles volontaires à la periode correspondante: une masse granuleuse protoplasmique dans laquelle se trouvent plongés des nombreux-noyaux. Ici également les cellules embryonaires paraissent

s'être fusionées." Aus diesen Citaten geht hervor, dass die beiden älteren Autoren die Verschmelzungsprocesse in den embryonalen Zellen anerkannt haben.

Der Histogenese des Herzens thut auch Mac Callum (30) Erwähnung. Nach seinen Untersuchungen ist die Entstehung der quergestreiften Substanz im Herzen auf ein Netzwerk im Protoplasma der embryonalen Zellen zurückzuführen, wobei fünf verschiedene Entwicklungsstadien zu beobachten sind. Er unterscheidet:

„1. Cells with a simple irregular network;
2. Cells with a regular network consisting of large sarcoplasmic discs;
3. Cells in which the large sarcoplasmic discs have been broken up with the formation of the small sarcoplasmic discs;
4. Cells in which fibril bundles have formed at the junction of the small sarcoplasmic discs with one another;
5. Adults cells."

Mc. Callum nimmt also vom Anfang an Zellen an, die im weiteren Verlaufe der Entwicklung Veränderungen der feineren Structur erleiden. Die Angaben über netzförmige Structur des Protoplasmas der myoblastischen Zellen habe ich bei meinen Untersuchungen nicht bestätigen können.

v. Ebner (14) hat die Verschmelzungsprocesse in den embryonalen Herzmuskelzellen neuerlich beobachtet. Auf seine Angaben werde ich noch unten zurückkommen.

Für meine Untersuchungen fanden im Wesentlichen dieselben Embryonen und Entwicklungsstadien, die zur Untersuchung der Histogenese der Skeletmuskulatur dienten, Verwendung. Zwölf Tage alte Kaninchenembryonen zeigen nur eine schmale Lage von Muskelgewebe zwischen Peri- und Endocardium. In etwas späteren Stadien lassen sich zwei Schichten im Myocardium unterscheiden: eine innere und äussere. Die äussere Schichte, welche dem Pericardium anliegt, ist in der Entwicklung weiter vorgerückt, als die innere, am Endocardium gelegene. Hier ist die Zone, in der das embryonale Gewebe sich zu eigentlichem Herz-Muskelgewebe umwandelt.

In dieser Zone sind die embryonalen Zellen[1]) in einer

[1]) Ueber die Frage der Herkunft dieser Zellen werde ich an anderem Ort näher berichten.

ziemlich stark lichtbrechenden, an manchen Stellen ein feinstes Reticulum zeigenden Grundsubstanz eingebettet und liegen meist ziemlich weit von einander entfernt. In Aussehen und Gruppirung gleichen diese Zellen in ihrem undifferenzirten Zustande vollkommen dem mesenchymatischen Gewebe. Es sind sternförmige, protoplasmareiche Gebilde, welche mit langen feinen Ausläufern versehen sind. Gleich am Anfange der Differenzirung dieser embryonalen Zellen kann man bemerken, dass diese Elemente, vermittelst ihrer langen Ausläufer mit einander in Zusammenhang treten (Fig. 23, 24). Dabei vermehren sich die Zellen stark und kommen dadurch näher an einander zu liegen; die plasmatischen Fortsätze, durch welche dieselben anastomosiren, werden dicker und damit der Zusammenhang zwischen den einzelnen Elementen inniger. Oft ist Kerntheilung zu beobachten — bei ausbleibender Zelleibtheilung —, wodurch es zur Bildung zweikerniger Zellen kommt. In manchen Fällen ist wiederum die Zelleibtheilung nicht vollständig: die Tochterzellen bleiben einige Zeit lang durch einen plasmatischen Strang vereint, in welchem sich durch längere Zeit ein Zwischenkörper nachweisen lässt.

Da die Zahl der Zellen immer mehr zunimmt und der Zusammenhang zwischen denselben durch Verbreiterung der Brücken immer deutlicher hervortritt, so nehmen die Intercellularräume gleichzeitig ab (Fig. 25); dadurch verschmelzen die Zellen allmählich in eine einheitliche Masse, in welcher die Kerne zerstreut gelegen sind. Diese einheitliche Protoplasmamasse muss als eine Art Syncytium betrachtet werden, welche ihrem genetischen Ursprung nach auf mehrere verschmolzene Zellen zurückzuführen ist. Doch finden sich z. B. bei Embryonen von 16—17 Tagen vielfach Stellen, wo die Zellen nicht vollkommen verschmolzen sind. Hier sieht man die Zellengruppen, welche zwar mit einander verbunden sind, aber ihre territoriale Selbstständigkeit noch in gewissem Grade beibehalten haben. Aber auch hier kommt es, allerdings erst später zu einer Syncytiumbildung und schliesslich stellt die Anlage des Herzmuskels eine vollkommen einheitliche Protoplasmamasse dar.

Ich möchte hier auf eine Abbildung von M. Heidenhain (Fig. 13, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirungen) verweisen. Er bildet dort einen

Tangentialschnitt der Herzwand eines 3tägigen Entenembryos ohne irgend welche Zellgrenzen ab. Meine Beobachtungen an Herzmuskeln der Kaninchenembryonen bestätigen vollkommen die Heidenhain'schen Angaben beim Hühnchen, wo sich das Syncytium schon im Laufe des zweiten Entwicklungstages bildet. Im Verlaufe des Verschmelzungsprocesses der Herzmyoblasten beginnt bei Säugethierembryonen auch die Differenzirung der inneren Structur dieser Zellen. Die im Protoplasma zerstreuten Körnchen ordnen sich reihenweise an (Fig. 24); sie sind durch einen feinsten, sich mit Eosin roth färbenden Faden verbunden. Der Verlauf der weiteren Entwicklung der Fibrillen stimmt mit der bei den Skeletmuskeln gegebenen Beschreibung vollkommen überein.

Nach dem Körnchenstadium folgt auch hier das Stadium der einheitlichen Fädchen (Fig. 24), dann differenziren sich auch in den Herzmuskelfibrillen zwei tinctoriell verschiedene Substanzarten: die blau gefärbten Segmente liegen hinter einander wie eingebettet in einem roth färbbaren (Eosinnachfärbung) plasmatischem Faden (Fig. 27). Diese blau gefärbten Segmente sind nach meinen Untersuchungen die Primitivanlagen der Q- Streifen, die zwischen denselben sichtbaren rothen Segmente bilden die späteren J-Streifen.

Die Fibrillenanlagen lassen sich im Stadium, wo die Zellen isolirt von einander liegen nur im Gebiete der einzelnen Zellen und hie und da auch in deren Ausläufern verfolgen. Haben sich die Zellen aber vermittelst ihrer Ausläufer mit einander vereinigt, so setzen sich dieselben auch in das benachbarte Zellterritorium fort (Fig. 24 d). Auch wenn die Myoblasten bereits zu einer einheitlichen Masse verschmolzen sind, setzt die Entwicklung neuer Fibrillen noch nicht aus und es tritt nunmehr klar zu Tage, dass die Fibrillen von verschiedenstem Kaliber vollkommen unabhängig von den ursprünglichen einzelnen Zellterritorien zwischen den Kernen verlaufen ohne die geringste Spur einer Unterbrechung erkennen zu lassen (Fig. 26).

Die Herzmuskelfibrillen sind ursprünglich sehr fein und kurz (Fig. 24), nehmen jedoch mit fortschreitender Entwicklung an Länge zu und wachsen auch in die Dicke (Fig. 25). Diese feinen eben aus den kleinen Körnchen entstandenen Fibrillen (Elementarfibrillen (Apáthy), histologische Fibrillen

(Heidenhain) entfärben sich leicht bei längerem Differenziren (Eisenalaun) und bleiben nur mit plasmatischem Farbstoff tingirt. Daneben (Fig. 26) liegen oft gröbere Fibrillen, die mit Eisenhämatoxylin intensiv gefärbt sind. Diese letztere Art von Fibrillen ist auch bedeutend länger.

In späteren Entwickelungsperioden, wo die Fibrillen vollkommen differenzirt sind, wo schon Q- und J-streifen sich nachweisen lassen, kann auch die Continuität der Fibrillen über längere Strecken ununterbrochen verfolgt werden (Fig. 27). Auf diese Continuität der Fibrillen im embryonalen Herzmuskelgewebe habe ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung (21) hingewiesen.

Gleichzeitig mit dieser meiner Publication (21) ist auch eine Mittheilung Hoyer's (27) über Continuität der Fibrillen im Herzmuskel erschienen. Hoyer kommt unabhängig von meinen Untersuchungen zum Schlusse, dass in den Purkinyi'schen Zellen sich die contractilen Fibrillen ausgebildet haben, welche an der Peripherie der Zelle gelagert sind und von Zelle zu Zelle ununterbrochen verlaufen. Auch bei 3 cm langen Larven von Fröschen hat Hoyer die Continuität im Verlaufe der Fibrillen nachgewiesen und äussert sich darüber folgendermassen: „Die Fibrillen sind in eine sehr fein granulirte Masse eingebettet, in welcher man nicht die geringste Spur von Zellgrenzen wahrzunehmen im Stande ist." Er führt weiter aus: „Sobald sich in einem embryonalen Gewebe die aus der Theilung der Mutterzelle entstandenen Tochterzellen gesondert haben, so ist die Möglichkeit vorhanden, dass dieselben, falls sie mit einander in engem Contact bleiben, stellenweise mit einander verschmelzen können. Es ist für die Herzenmuskelzellen um so annehmbarer, weil dieselben in ihrem jüngsten Alter mit der Fähigkeit sich zu contrahiren, also mit einer Art von Eigenbewegung ausgestattet sind. Eine Vereinigung mittelst protoplasmatischer Fortsätze könnte wohl leicht stattfinden." Meine gleichzeitig erschienene Arbeit, wo ich solche Zellvereinigung, beschrieben und abgebildet habe, bestätigt die Richtigkeit dieser Vermutungen.

Die Verlaufsrichtung der einzelnen Fibrillen ist nach den verschiedenen Stadien verschieden. In jungen Stadien, wo die Verschmelzung der Zellen noch nicht vollendet ist, verlaufen die

Fibrillen in verschiedenen Richtungen (Fig. 24). Nach Verschmelzung der Zellen zur einheitlichen Plasmamasse sieht man sie theils gerade gestreckt verlaufen, dann ziehen sie wieder in Krümmungen und Schleifen an den Kernen vorüber wobei sie in verschiedenen Ebenen liegend erscheinen. Oft werden Kreuzungen der Fibrillen wahrnehmbar, wodurch es zur Bildung eines Fibrillengitters in der plasmatischen Masse kommt.

Auch im Herzen erfolgt meiner Ansicht nach die Vermehrung der Fibrillen durch Längsspaltung wie das auch M. Heidenhain angiebt. Im Stadium des Zellensyncytiums sieht man Herzmuskelfibrillen von ganz verschiedenem Kaliber.

Verfolgt man die dickeren Fäden, so lassen sich vielfach Gabelungen derselben in ihrem Verlaufe beobachten (Fig. 24 e). Durch Verschieben des Gabelungswinkels zwischen zwei Fibrillen erklärt sich leicht die Neubildung der Tochterfibrillen. Aus der Fig. 24 kann man ersehen, dass die Gabelungsprocesse schon in ersten Entwicklungsstadien vorkommen. Man sieht hier namentlich einige einheitliche, continuirlich verlaufende Fibrillen, die sich in die Länge spalten und in die Tochterfibrillen auseinandergehen. Die auf diese Weise entstandenen Fibrillen legen sich oft parallel neben einander und bilden Säulchen. Zwischen die Säulchen kommen die Kerne zu liegen. In weiterem Entwicklungsverlauf ist die Gruppirung der Fibrillen, resp. Säulchen in der einheitlichen protoplasmatischen Masse äusserst charakteristisch. Bei 14 oder 15 Tage alten Kaninchenembryonen ordnen sich nämlich die Zellkerne in eigenthümliche Reihen, während die Fibrillen die peripheren „Fibrillenmäntel" (vergl. Maurer (33) Rumpfmuskulaturentwicklung) bilden. Auf diese Weise entstehen die Fibrillenröhren, welche auf Querschnitten sehr charakteristische Bilder geben. Fig. 28 veranschaulicht die Beziehung der Fibrillen und Kerne zu einander, welch' letztere im kernführenden Sarcoplasma von dem Kranz der quergeschnittenen Fibrillen umgeben, centrale Lage einnehmen. Bei 17 Tage alten Kaninchenembryonen vermehrt sich die Zahl der Fibrillen und die neuentstandenen Tochterfibrillen liegen nun centralwärts von den älteren. Auf diese Weise werden die Kernreihen mit 2, 3 und mehr concentrisch angeordneten Fibrillenkreisen umgeben.

Sowohl die Fibrillen, wie auch die Kernreihen sind also in die einheitliche Plasmamasse eingebettet. Bei 17 Tage alten Kaninchenembryonen beginnt gleichzeitig mit Vermehrung der Fibrillenzahl die Gruppirung des Protoplasmas längs der Fibrillenröhren, so dass auf diese Weise eine gewisse Sonderung des Protoplasmas in Fasern (nicht einkernige Zellen) zu Stande kommt. In einer Faser liegen peripher in der corticalen Schichte die Fibrillen, resp. Säulchen; central die Kernreihen; in Zwischenräumen, zwischen den Kernen und Fibrillen — Sarcoplasma. Dieses eben beschriebene Stadium der Herzmuskelentwicklung lässt sich mit demjenigen in der Entwicklung der Skeletmuskulatur in Parallele stellen, wo die Kerne axial und die Säulchen cortical gruppirt erscheinen.

Die weiteren Entwicklungsstadien des embryonalen Herzens habe ich nicht untersucht. — Der Herzmuskel gilt allgemein als ein aus einkernigen Zellen bestehendes Organ. Diese Zellen sollen durch eine Kittsubstanz mit einander verbunden sein. Eberth (13) war der Meinung, dass diese Substanz homogen erscheint und die Zellen vollkommen von einander abgrenzt. Przewoski (43) glaubt, dass die Zellen im Herzmuskel nicht vollständig getrennte Gebilde vorstellen: „ce mode de réunion des cellules musculaires réprésente certainement un phénomène analogue à réunion des cellules de l'épiderme, comme depuis longtemps, ou au mode de réunion des fibres des muscles lisses décrit tout dernièrement." Dabei spricht er jedoch auch die Vermuthung aus, dass diese Zellen auch vermittelst der Kittsubstanz verbunden sind (sonst réunies).

Browicz (11) giebt an, dass die Kittsubstanz sich bald als ein „homogener Saum", bald wieder als ein breiter, scharf abgegrenzter Streifen darstellt, in welchem „stäbchenartige, zur Axe des Muskelzellbalkens parallel gelagerte Gebilde sichtbar sind, stäbchenförmig gebaute Kittsubstanz."

Hoche (25a) hat vor einigen Jahren auf Grund der nach der Heidenhain'schen Methode gefärbten Präparate die Ueberzeugung ausgesprochen: „le sarcoplasma qui remplit les interstices des fibrilles se constitue sans interruption apparente d'une cellule dans l'autre." Diese Continuität nimmt er jedoch nicht auch für die Fibrillen an: „Chaque fibrille d'une cellule est reliée à une fibrille de la cellule voisine par l'intermédiaire d'un

bâtonnet. Il ensuit que le nombre des fibrilles d'une cellule est le même que le nombre de fibrilles de l'autre ainsi que celui des bâtonnets" Die Rolle, welche die „bâtonnets" spielen sollen, schildert Hoche (25a) folgendermassen: „Cette zone des bâtonnets constituerait donc de par ces réactions colorantes de par l'analyse de stades, de contractions présentées par les coupes une réelle limite intercellulaires, mais une limite incomplète. La linute se bornerait à réparer dans chaque cellule les parties nettement differenciées en vie de la fonction." Die Anschauungen über die Continuität des Sarcoplasmas halte ich für richtig, während die Continuitätsunterbrechung der Fibrillen mit den histogenetischen Untersuchungen nicht im Einklang steht. von Ebner (13), welcher in der jüngsten Zeit die Structur des Herzmuskels einer eingehenden Prüfung unterzog, kommt zum Schluss: „Während also die erste Art der angeblichen Kittlinien der Autoren wirklich in der contractilen Faser selbst ihren Sitz hat, aber durch die Schrumpfungscontractionen erst beim Absterben der Faser entsteht, ist die zweite Art von Kittlinien, welche man an Silberpräparaten, als schwarze Querlinien wahrnimmt, auf abgerissene Perimysiumhäutchen zurückzuführen." Die Angaben von v. Ebner sind auch durch histogenetische Untersuchungen unterstützt, da der Verfasser auch an Schnitten von embryonalen Herzen die quergestreiften Fibrillen, beziehungsweise Muskelsäulchen über viele Zellen hin verfolgen konnte. Heidenhain (25) giebt in einer soeben erschienenen Arbeit über die Structur des menschlichen Herzens an, dass im Herzmuskel keine eigentlichen Zellgrenzen vorkommen, dass jedoch „jene Streifen oder Platten, welche in die Fasern eingeschoben sind, zur specifischen Structur des Herzmuskels gehören und dass sie nichts Anderes sind als „Schaltstücke", welche dem Längenwachsthum der Fasern dienen."

Um die Sache definitiv zu entscheiden müsste man meiner Ansicht nach sich überzeugen, ob im Herzmuskel der älteren Embryonen, wo sich die Verschmelzung der einzelnen Elemente zu einheitlichem Syncytium schon vollzogen hat, und wo man das intensivste Wachsthum erwarten sollte, diese Schaltstücke sich veranschaulichen lassen.

Wird durch weitere Untersuchungen die Anschauung von v. Ebner (13) oder die von Heidenhain (25) bestätigt, so

scheint mir schon jetzt soviel (v. Ebner, Heidenhain und meine Arbeit) festgestellt zu sein, dass der Herzmuskel in frühen embryonalen Entwicklungsstadien ein Syncytium bildet und dass die angeblichen Zellgrenzen im Herzmuskel sowohl bei Embryonen wie auch beim Erwachsenen nicht als solche zu betrachten sind. Ueber die Kerntheilungsvorgänge im Herzmuskelgewebe liegen in der Literatur einige Angaben vor. Solger hat zuerst berichtet, dass die Kerne im Herzmuskelgewebe durch mitotische und amitotische Theilung sich vermehren. Hoyer (26) hat näher die karyokinetische Kerntheilung „im Myocard von Kälbern, die in ersten Jahren stehen", beobachtet und beschrieben. Hoyer war auch der erste, der „an den ruhenden Kernen des protoplasmatischen Achsenfadens" ein Centrosoma oder Diplosoma nachgewiesen hat. Danach hat wieder Solger (47a) im Myocard von jungen Schweinen und eines 14tägigen Kalbes die mitotische und amitotische Kerntheilung beschrieben und abgebildet.

Es sei hier noch beigefügt, dass die mitotische Kerntheilung sehr oft in den ersten Stadien der Histogenese der Herzmuskulatur vorkommt. Beim Verlauf der Karyokinese sind oft sehr deutlich Centrosomen mit den Polstrahlungen zu sehen. Auf Figur 24a sieht man in einer Zelle ein deutliches Centrosoma mit der Polstrahlung. Die Chromosomen und ein Rest der karyokinetischen Figur sind an diesem Schnitt nicht zu sehen. Wenn die Zellen noch isolirt liegen, ist die Kerntheilung oft von Zelleibstheilung begleitet. Falls die letztere ausbleibt, entstehen zwei-, resp. mehrkernige Zellen. Das den Kern umgebende Protoplasma gewinnt immer in der Zeit der Mitose ein grobkörniges Aussehen. Auch dann, wenn die Kerne schon in einheitlicher Plasmamasse liegen, treten diese Körnchen noch charakteristisch in Erscheinung. Damit ist der dem Kerne zugehörige Protoplasmabezirk abgegrenzt.

Nach dem Dyasterstadium theilt sich dieses Protoplasma-Territorium in zwei Theile, welche mit Zwischenkörperchen zusammenhängen. Erst wenn sich die Tochterkerne mit einer Kernmembran umgeben haben, verschwinden allmählich diese Körnchen wieder und die Tochterkerne kommen wieder in die einheitliche plasmatische Masse zu liegen. Eine Amitose der

Kerne des Herzmuskels habe ich nicht angetroffen. Damit sind aber die Angaben von Solger nicht in Abrede gestellt, da sie nach Beobachtungen dieses Verfassers in so späten Entwicklungsstadien vorkommen sollen, die zu meiner Untersuchung nicht herangezogen wurden.

Zusammenfassung.

Ich glaube im Vorhergehenden nachgewiesen zu haben, dass sich die Skeletmuskelfasern der Säugethiere hauptsächlich durch Verschmelzung der muskelbildenden Zellen entwickeln. Nur wenige entstehen auch bei den höheren Wirbelthieren durch Wachsthum einer einzigen Zelle, wobei dann Kerntheilung ohne gleichzeitige Zelltheilung zu beobachten ist. Die Querstreifung sowohl in den Skeletmuskeln wie auch im Herzen ist auf primär kleinste plasmatische Körnchen zurückzuführen. Indem sich die Körnchen reihenartig aneinanderlagern und mit einem feinen plasmatischen Faden verbinden, entstehen sehr feine Fibrillen (Elementarfibrillen Apáthy, histologische Fibrillen Heidenhain). Durch Wachsthum, Verdichtung, Differenzirung der inneren Structur der Fibrillen kommt es schliesslich zur Bildung von zwei differenten Substanzarten und damit zur Anlage der Querstreifung (blau gefärbte Segmente = Q-Streifen, verbunden durch rothgefärbte = J-Streifen). Die Fibrillen verlaufen unabhängig von den ursprünglichen Zellterritorien über längere Strecken.

Die Fibrillen vermehren sich durch Längsspaltung. Aus mehreren dicht bei einander liegenden Fibrillen entstehen Säulchen. In der Nähe der intermyotomalen Septen zerfallen die Säulchen in einzelne Fibrillen, welche sich an den Enden der Säulchen bei Anwendung der Heidenhain'schen Färbung als eigenthümliche keulenförmige Gebilde von faseriger Structur darstellen. Die Säulchen einzelner Myotome können mit einander verschmelzen, wodurch lange continuirliche Fibrillen entstehen.

Die Skeletmuskeln wachsen in die Dicke durch Apposition und Verschmelzung der Myoblasten.

Die Herzmuskulatur entsteht durch Vereinigung der Herzmyoblasten, welche dann in eine einheitliche Plasmamasse verschmelzen. Die Fibrillen entwickeln sich hier ebenfalls auf die bei den Skeletmuskeln beschriebene Weise. Ihr Verlauf ist ebenso wie dort von den ursprünglichen Zellterritorien vollkommen unabhängig. Die Verlaufsrichtung der Fibrillen ist zunächst völlig irregulär, erst secundär ordnen sich dieselben so, dass sie in gewissem Sinne ein Gerüst für die einzelnen Muskelfasern bilden. Die einzelnen Kerne scheinen keinen bestimmten abgegrenzten Zellterritorien anzugehören.

Die „histologische Fibrille" (M. Heidenhain), „Elementarfibrille" (Apáthy) baut sich aus einer Summe jener oben erwähnten plasmatischen Körnchen auf. Diese „histologischen Fibrillen" oder „Elementarfibrillen" (wenn ich der von v. Apáthy angegebenen Nomenclatur folge) sind es auch, welche als erste in der Längsrichtung orientirte Gebilde zuerst in Erscheinung treten und auch auf mikroskopischem Wege nachweisbar sind. Anders die „Molekularfibrillen"[1]: das sind bei definitiv ausgebildeter Fibrille theoretisch annehmbare Gebilde, die sich wieder aus „Inotagmenreihen" (Engelmann) zusammensetzen sollen, die aber weder selbst, wie auch die „Molekularfibrillen" durch unsere bis jetzt bekannten histologischen Methoden der objektiven Untersuchung zugänglich sind.

Die histologischen Fibrillen besitzen die Fähigkeit sich der Länge nach zu spalten; dadurch ist die Möglichkeit einer Vermehrung der Fibrillen und Bildung von Tochterfibrillen (im histologischen Sinne) gegeben. Auf Grund der histogenetischen Untersuchung erscheint es sehr wahrscheinlich, dass die isotropische und anisotropische Substanz einen verschiedenen Dichtigkeitsgrad besitzt (M. Heidenhain).

Ich schliesse mich damit gerade auf Grund meiner Beobachtungen über die Differenzirung der contractilen Substanz (plasmatische Körnchen in Myoblasten) und deren tinktorielles Verhalten vollkommen der Anschauung M. Heidenhain's an, ohne dabei auch andere Faktoren, die das differente Verhalten

[1]) Nach M. Heidenhain ist eine histologische Fibrille ein Bündel von „Molekularfibrillen."

dieser beiden Substanzen bedingen können, direct auszuschliessen.

Wenn wir jetzt die Eigenschaften der Myofibrillen mit denjenigen von den Neurofibrillen, welche in neuerer Zeit so gründlich von Apáthy untersucht worden sind, vergleichen, so sind wir zu dem Schlusse berechtigt, dass diese Gebilde zahlreiche Analogien aufweisen.

1. Die Myofibrillen und Neurofibrillen entstehen durch Aneinanderlagerung von Körnchen (Inotagmenreihen, Myotagmen, resp. Neurotagmen (Apáthy).
2. Die Myofibrille entsteht, wie ich es bewiesen zu haben glaube, entweder in ihrer ganzen Länge in einer einzigen Zelle oder ist von mehreren verschmolzenen Zellelementen aus gebildet. „Eine leitende Primitivfibrille — schreibt Apáthy (6) — kann in ihrer ganzen Länge das Product einer Nervenzelle sein" oder es „reihen sich dazu mehrere Nervenzellen in kleinerer oder grösserer Anzahl hintereinander."
3. Wir wissen weiter, dass in einer Muskelzelle mehrere Fibrillen (histologische Fibrillen) entstehen können, die sich dann in „Muskelsäulchen" vereinigen. Ebenso im Nervengewebe: „Andererseits producirt jede Nervenzelle eine grössere Anzahl von Elementarfibrillen, welche bald zu wenigen Primitivfibrillen vereinigt werden (Apáthy 6).
4. Können sich die Myofibrillen, wie es schon Apáthy nachgewiesen hat, und wie das durch die Arbeiten von Maurer, M. Heidenhain und mir bestätigt worden ist, durch Längsspaltung vermehren. Dasselbe ist durch die Apáthy'schen Untersuchungen auch für Neurofibrillen bewiesen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI, VII und VIII.

Die Abbildungen (3, 4, 9—22, 24, 28) sind von Herrn Dr. Jan Barącz in Krakau, die übrigen von Herrn C. Krapf in München vermittelst des Abbé'schen Zeichenapparates mit Zeiss Comp. Ocul. No. 4 oder 6 und Apochrom. Immers. 2 mm Apert. 1:3 entworfen.

Fig. 1. Myoblastische Zellen im Muskelblatt eines Myotoms von einem 12 Tage alten Kaninchenembryo. Manche sind schief gestellt und schieben sich zwischen andere Zellen; mehrere Elemente vermittelst der plasmatischen Brücken mit einander verbunden. Oc. comp. 4.

Fig. 2. Zwei benachbarte Urwirbelabschnitte. Muskelblätter beider Myotome mit zwei plasmatischen (rothen) Brücken im Zusammenhang. An den Brücken und in den Muskelblättern Muskelsäulchen mit keulenförmigen Gebilden. Kaninchenembryo 13 Tage. Frontalschnitt. Bg. Blutgefäss. Oc. No. 4.

Fig. 3. Auf der intermyotomalen plasmatischen Brücke Säulchen mit keulenförmigen Gebilden. Bg. Blutgefäss. Kaninchenembryo 13 Tage. Frontalschnitt. Oc. No. 6.

Fig. 4. Auf der intermyotomalen Brücke Säulchen zweier benachbarter Urwirbel vermittelst ihrer keulenförmigen Enden miteinander verschmolzen. An manchen Säulchenenden feinfaserige Structur (Büschel) sichtbar. Sagittalschnitt. 13 Tage alter Kaninchenembryo.

Fig. 5. Schafembryo 13 mm. Myoblast mit körnigem Protoplasma. van Gehuchten-Carnoy's Fixirungflüssigkeit.

Fig. 6. Meerschweinchenembryo 10 mm. Myoblast mit continuirlichen unsegmentirten (histologischen Heidenhain-, Elementar-Apáthy-) Fibrillen. Fixirung: Sublimat-Eisessig.

Fig. 7. Kaninchenembryo 8,5 mm. Myoblast mit den segmentirten differenzirten Fibrillen. Fixirung Carnoy-van Gehuchten's Flüssigkeit.

Fig. 8. Schafembryo 13 mm. Myoblast in einer „Telophase". Die Tochterzellen sind durch Zwischenkörper vereinigt. Fixirung: Carnoy-van Gehuchten.

Fig. 9. Kaninchenembryo 15 mm. Die muskelbildenden Zellen verbinden sich mit den Ausläufern. Einige Fibrillenanlagen.

Fig. 10. Meerschweinchenembryo 12 mm. Der Anfang des Degenerations-Processes. a) die Zone der Muskelanlage, in welcher die Degeneration noch nicht begonnen hat. b) Fibrillen, an welchen die Continuitätstrennung wahrnehmbar ist. c) die Kerne in veränderter Lage. Fixirung: Subl. Eisessig.

Fig. 11. Derselbe Embryo. Fortsetzung der Degeneration. Die Zonen, in welchen der Degenerationsprocess weit vorgerückt ist.

Fig. 12. Kaninchenembryo 16 mm. Die letzten Stadien der Degeneration. Zone, in welcher sternförmige Degenerationsproducte sichtbar sind. Fixirung: Subl. Eisessig.

Fig. 13. Meerschweinchenembryo 10 mm. Degenerirte Muskelfaser. Im einheitlichen Protoplasma — Vacuolen. Fixirung: Perenny i'sche Flüssigkeit.

Fig. 14. Kaninchenembryo 19 Tage. Muskelfaser, in welcher Streifen J auch im isolirten Säulchen zu sehen ist. Fixirung: Subl. Eisessig.

Fig. 15. Meerschweinchenembryo. Muskelfaser in Längsspaltung. Fixirung: Perenny i'sche Flüssigkeit.

Fig. 16. Derselbe Embryo. Muttersternstadium im randständigen Kern. Polstrahlung und Centrosomen sehr deutlich.

Fig. 17. Derselbe Embryo. Diasterstadium im randständigen Kern.
Fig. 18 und 19 Derselbe Embryo. Zwei „Telophasen". Deutlicher Zwischenkörper mit Resten der umgebogenen Centralspindel.
Fig. 20. Derselbe Embryo. Neuausgebildete Tochterkerne mit einem Ueberrest des Zwischenkörpers.
Fig. 21. Derselbe Embryo. Der Kern, an welchem der Zerschnürungsprocess sichtbar ist.
Fig. 22. Derselbe Embryo. Auswanderung des ursprünglich axial gelegenen Kernes an die Oberfläche der Muskelfaser.
Fig. 23. Kaninchenembryo 8,5 mm. Herzmuskelzellen durch feine Ausläufer mit einander verbunden. Fixirung: Carnoy-van Gehuchtens Flüssigkeit.
Fig. 24. Kaninchenembryo 9 mm. Herzmuskelzellen mit ihren Anastomosen. a) Zellen, in welchen die protoplasmatischen Körnchen reihenweise geordnet sind; b) Zelle mit dem Centrosoma und Polstrahlung; c) sich verästelnde Fibrillen (Längsspaltung); d) Fibrille, welche über mehrere Zellterritorien verläuft.
Fig. 25. Derselbe Embryo. Verschmelzungsprocess der Herzzellen. Intercellularsubstanz nur noch stellenweise wahrnehmbar.
Fig. 26. Kaninchenembryo 8,5 mm. Continuirliche, grösstentheils einheitliche Fibrillen im Herzen. Fixirung: Carnoy-van Gehuchten's Flüssigkeit.
Fig. 27. Kaninchenembryo 10 mm. Quergestreifte Fibrillen im Myocardium. Fixirung: Carnoy-van Gehuchten's Flüssigkeit.
Fig. 28. Kaninchenembryo 16 mm. Querschnitt durch die um die Kerne gruppirten Fibrillen. Fixirung: Sublimat-Eisessig.

Verzeichniss der citirten Literatur.

1. Apáthy, St.: Studien über die Histologie der Najaden (ungarisch) in Math. Nat. Abt. Ungar. Akad. Wiss. Bd. 14. 1884. Ein deutscher Auszug in Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887.
2. Apáthy, St.: Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden? Biol. Centralbl. Bd. 9.
3. Apáthy, St.: Ueber die Muskelfasern in Ascaris, nebst Bemerkungen über die im Lumbricus und Hirudo. Zeitschr. für wissensch. Mikr. Bd. 10. 1893.
4. Apáthy, St.: Ueber die „Schaumstructur" hauptsächlich bei Muskeln und Nervenfasern. Biol. Centralbl. Bd. 11.
5. Apáthy, St.: Contractile und leitende Primitivfibrillen Mitth. der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. 10. 1892.
6. Apáthy, St.: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Daselbst Bd. 12. 1897.
7. Bardeen, Ch. R.: The development of the Musculature of the body wall in the pig including its histogenesis and its relations to the myo-

tomes and to the skeletal and nervous apparatus. Contributions to the Science of the Medicine dedicated by his Pupils to William Henry Welch, upon the Twenty-fifth Anniversary of his Doctorate and Volume XI of the Johns Hokins Hospital Reports.

8. Barfurth, D.: Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887.
9. Bataillon, E.: Recherches anatomiques et experimentales sur la metamorphose des amphibiens anoures. Ann. de l'universite de Lyon T. II. 1891.
10. Bataillon, E.: A propos du dernier travail de M. Metschnikoff: Sur l'atrophie des muscles pandant la transformation des Batraciens. Compt. rend. de la Soc. de Biologie 1892.
11. Browicz: Veränderungen der Kittsubstanz der Muskelzellen. Virch. Arch. Bd. 139.
12. Calderara[1]): Contributo alla cognoscenca del suiluppo della fibra musculare striata. Archivio per le science mediche Vol. XVII. No. 5.
13. Eberth: Die Elemente der quergestreiften Muskeln. Arch. f. path. Anat. und Physiolog. Bd. 37.
14. v. Ebner, W.: Ueber Kittlinien der Herzmuskelfasern. Sitzber. der Wien. Akad. Math.-nat. Kl. Bd. 109. 1900 Abth. III.
15. Felix, W.: Ueber Wachsthum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 48.
16. Fischel, A.: Untersuchungen über vitale Färbung. Anatom. Hefte Bd. 16. 1901.
17. Fredericq, L.: Génération et structure du tissu musculaire Bruxelles 1875.
18. Galleotti und Levi: Beitrag zur Kenntniss der Regeneration der quergestreiften Muskelfasern. Beitr. zur path. Anat. Bd. 14.
19. Godlewski, E. jun.: Wielokrotna Karyokineza w gruczole obojnaczym s'limaka Helix pomatia Rozpr. Wydz. matem. przyr. Akad. Umiej. w Krakowie 1897. Dasselbe deutsch: Ueber mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anz. der Akademie der Wissensch. in Krakau. 1897.
20. Godlewski, E. jun.: Ueber Kernvermehrung in den quergestreiften Muskelfasern der Wirbelthiere, Bull. intern. de l'Academie des Scien. de Cracorie. 1900 Avril.
21. Godlewski, E. jun.: Poczatkowy okres rozwoju tkanki miesnej praz'kowanej. Rozpr. wydz. matem. przyrodn. Akad. Umiejętnos'ci w Krakowie. T. 41. Serya B. Dasselbe deutsch: Ueber die Entwicklung des quergestreiften muskulösen Gewebes. Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1901. Mars 1901.
22. Götte, A.: Die Entwicklungsgeschichte der Unke 1875.
23. Heidenhain, M.: Structur der contractilen Materie. Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgeschichte. VIII. Bd. 1898.

[1]) Inhalt dieser Arbeit ist mir nur aus dem Referate von Galleotti und Levi (vergl. Literaturverz. No. 18) bekannt: Die Arbeit selbst war mir unzugänglich.

24. Heidenhain, M.: Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirungen. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.
25. Heidenhain, M.: Ueber die Structur des menschlichen Herzmuskels. Anat. Anz. Bd. XX. 1901.
25a Hoche: Recherches sur la structure des fibres musculaires cardiaque. Bibl. anatom. 1897.
26. Hoyer, H. jun.: Ueber die Structur und Kerntheilung der Herzmuskelzellen. Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie. 1899. Novemb.
27. Hoyer, H. jun.: Ueber die Continuität der contractilen Fibrillen in den Herzmuskelzellen. Ebenda. 1901 Mars.
28. von Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1889 I. B.
29. Krösing, R.: Ueber die Rückbildung und Entwickelung der quergestreiften Muskelfasern. Virchow's Arch. Bd. 128.
30. Mac Callum: On the Histology and Histogenesis of the Heart Muscle Cell Anat. Anzeiger XIII. 1897.
30a Mac Callum: On the histogenesis of the Straited muscle fibre and the growth of the human Sartorius Muscle. Johns Hopkins Hosp. Bullet. 1898.
31. Margo, Th.: Ueber Muskelfasern der Molusken. Ein Beitrag zur vergleichenden Structur und Entwicklungsgeschichte des Muskelgewebes. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wissensch. in Wien Bd. 39. 1860. III. Kl.
32. Maurer, F.: Rumpfmuskulatur der Wirbelthiere und Phylogenie der Muskelfasern Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch. IX. Bd. 1900.
33. Maurer, F.: Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbelthieren. Ein Beitrag zur Phylogenie der quergestr. Muskelfasern. Morph. Jahrb. Bd. 21.
34. Mayer, S.: Die sogenannten Sarcoblasten: Anat. Anz. Bd. 1. 1886.
35. Mayer, S.: Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern Zeitschr. für Heilkunde Bd. VIII.
36. Metschnikoff: Reponse à la critique de M. Bataillon au sujet de l'atrophie musculaire chez les Têtards. Compt. rend. de la Soc. de biologie 1892.
37. Minot, Ch. S.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. (Deutsche Ausgabe). Leipzig 1894.
38. Morpurgo: Ueber die postembryonale Entwicklung der quergestreiften Muskeln von weissen Ratten. Anat. Anz. Bd. 15.
39. Morpurgo: Ueber die Verhältnisse der Kernwucherung zum Längenwachsthum der quergestreiften Muskelfasern der weissen Ratten. Ebenda. Bd. 16.
40. Nicolaides, R.: Ueber die karyokinetischen Erscheinungen des Muskelkörpers während des Wachsthums der quergestreiften Muskeln. Arch. für Anat. und Phys. 1883.
41. Paneth, J.: Die Entwicklung von quergestreiften Muskelfasern von Sarcoblasten. Sitzbr. der Kais. Akad. der Wissensch. in Wien. Math. naturw. Abth. Bd. 92. 1885.

42. Pedaschenko D.: Embryonalentwicklung und Metamorphose, von Laernea brachialis. Travaux de la Soc. Imper. des Naturalistes de St. Petersburg. Vol. XXVI. 1898.

43. Przewoski, E: Du mode de reunion des cellules myocardiques de l'homme adulte. Contribution à l'etude de l'histologie normale et pathologique du coeur. Arch. des Sciec. biolog. publieés par l'Institut imper. de medecine expérimentale à St. Petersburg. T. II. 1893.

44. Rabl, C.: Theorie des Mesoderms. Leipzig 1897.

45. Ranvier, L.: Leçons d'Anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880.

46. Schaffer, J.: Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbelthiere. Sitzungsb. der Kaiserl. Akadem. der Wissensch. in Wien. — Math. naturw. Classe Bd. C II Abth. III. 1893.

47. Solger, B.: Ueber Kernreihen im Myocard. Mitth. des naturw. Ver. für Neuropommern und Rügen. 1891.

47a Solger, B.: Zur Kenntniss und Beurtheilung der Kernreihen im Myocard. Anat. Anz. Bd. XVIII.

48. Vosseler, J.: Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden. Habilitationsschrift. Tübingen 1891.

49. Wagener, G. R.: Die Entwicklung der Muskelfasern. Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung der gesammten Naturwissenschaften. Marburg 1869.

50. Wagener, G. R.: Ueber die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln und die davon abhängigen Erscheinungen. Arch. für Anat. und Entwicklungsgeschichte Jahrg. 1880.

51. Weissmann, A.: Ueber die Muskulatur des Herzens beim Menschen und der Thierreiche. Reichert Arch. für Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1861.

Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien.

Von

Prof. **Victor Faussek** in Petersburg.

Hierzu Tafel IX.

Indem ich mich mit der Erscheinung des Parasitismus der Anodontalarven auf der Haut der Fische und Amphibien beschäftigte und besonders die Veränderungen, die in der Haut durch die Gegenwart der Parasiten hervorgerufen werden, studirte, hatte ich Gelegenheit viele Schnitte, sowohl durch die Kiemen von Barschen und anderen Fischen, als auch durch die Kiemen einiger Amphibien (Axolotl und Proteus) anzufertigen. Beim Studium der Präparate stiess ich auf einige wenig bekannte und theilweise gar nicht beschriebene Eigenthümlichkeiten des Baues der Kiemen. Indem meine Arbeit über den Parasitismus der Anodonta an anderem Ort veröffentlicht wird, werden in der vorliegenden kurzen Mittheilung die bei dieser Gelegenheit gemachten Beobachtungen über die Histologie der Kiemen niedergelegt.

Die Lamellen der Kiemenblätter beim Barsch.

Die Kiemenblätter in den Kiemen des Barsches sind, wie auch bei anderen Knochenfischen, in zwei Reihen längs dem äusseren Rande des Kiemenbogens geordnet; der Form nach sind sie lanzetförmig oder gestreckt dreieckig und flach gedrückt. In jedem Blatte (Fig. 1) kann man zwei flache Seitentheile unterscheiden, mit denen die Blätter einer Reihe einander zugekehrt sind, und zwei abgerundete Kanten, eine äussere und eine innere (Fig. 1, i. r, a. r.). Mit den inneren Rändern sind die Blätter einer Reihe zu denjenigen der anderen Reihe gewendet. In der Achse jedes Blattes, aber näher zu seinem inneren Rande, erstreckt sich ein Stäbchen, welches dem Blatte als Stütze dient. Dieses Stäbchen (Fig. 1, c) besteht aus einer knorpeligen Achse, welche in eine knöcherne Hülle eingeschlossen ist. Diese Hülle reicht aber nicht bis an das freie Ende des Blattes, weswegen sich die Enden der Kiemenblätter auch viel

besser auf dem Mikrotome schneiden, als die Mitte oder Basis. Manchmal liegen in der peripheren Knochenschicht noch einzelne Knorpelzellen. Bei der Färbung in toto mit Hämalaun und nachher auf dem Objectträger mit Eosin oder Orange-G. bleiben die Knorpelzellen schwach rosa resp. gelb gefärbt mit blass durch Hämalaun gefärbten Kernen. Die intercelluläre Substanz des Knorpels färbt sich intensiv blau mit Hämalaun, die äussere Knochenschicht rosa resp. gelb.

Längs des Innenrandes des Kiemenblattes zieht sich die Kiemenblattarterie (Fig. 1, ar.), längs des äusseren die Kiemenblattvene (Fig. 1, v.); längs des äusseren Randes des Knorpelstabes, eng an ihn geschmiegt und mit ihm durch Bindegewebe verbunden, ziehen sich die eigentlichen Nährgefässe der Kiemenblätter (vergl. Riess).

An den breiten Seiten der Kiemenblätter liegen blattförmige Lamellen (Fig. 1, Lam.), welche eben die Athmungsfläche der Kiemen bilden. Sie bieten grosse Eigenthümlichkeiten in ihrem Baue dar. Diese Eigenthümlichkeiten sind unlängst von Biétrix studirt und bei verschiedenen See-Teleosteern beschrieben worden; ich kann im Allgemeinen seine Beobachtungen auch für die Kiemen des Barsches bestätigen.

Möglicherweise sind die unten beschriebenen Eigenthümlichkeiten im Character der Blutbahnen der Fischkiemen noch vor Biétrix von den Vettern Sarasin[1]) beobachtet worden; aber ihre Mittheilungen darüber sind so kurz und unklar, dass man aus denselben gar keine bestimmte Darstellung erzielen kann.

Ganz unlängst, als meine Arbeit schon beendet und die vorliegende Mittheilung schon niedergeschrieben war, erschien die vorläufige Mittheilung von Frl. Plehn über den Bau der Kiemen bei Fischen. Die von Biétrix beschriebenen Thatsachen bestätigend, fügt die Mittheilung von Frl. Plehn's nichts neues zu denselben hinzu; doch scheint die Arbeit von Biétrix selbst ihr unbekannt gewesen zu sein[2]).

Die Wand jeder Falte des Kiemenblattes oder der Kiemenlamelle, wie man sie nennen könnte (Lamelle branchiale, nach Biétrix, Falten der Kiemenblätter, nach Riess), besteht aus einem einschichtigen, flachen Epithel mit ovalen (abgeflachten) Kernen (Fig. 1, 2). Innen, zwischen beiden Epithelflächen, der

[1]) C. und P. Sarasin: „Directe Communication des Blutes mit dem umgebenden Medium." Arb. aus dem zool. Inst. in Würzburg. Bd. VIII.

[2]) Marianne Plehn: Zum feineren Bau der Fischkiemen. Zool. Anz. 1901, No. 648.

oberen und unteren, liegt eine Zellenschicht von eigenartigem Baue: es sind kurze, cylindrische Zellen, die auf einer gewissen Entfernung eine von der anderen liegen und wie Stützen oder Pfeiler zwischen den beiden Epithelflächen liegen („cellules en pilastre", Biétrix); an beiden Enden werden die Zellen breiter und abgeflacht, gleichsam breite, flache Füsse bildend mit denen sie sich auf die oberflächlichen Epithelzellen stützen. Ungefähr in der Mitte der Zelle liegt ein im Verhältniss zur Zelle selbst ziemlich grosser Kern, der auf Querschnitten durch die Kiemenlamelle rund oder oval, auf Tangentialschnitten, die oft unter den Querschnitten durch die Kiemenblätter vorkommen, stark in die Länge gezogen und mit Einschnürungen versehen erscheint oder ein unregelmässig gelapptes oder sogar sternförmiges Aussehen hat (Fig. 3, 4, 5). Somit stellen die Lamellen der Kiemenblätter in den Kiemen des Barsches dünne einschichtige epitheliale Hautfalten dar, die von innen durch colonnenförmige Zellen gestützt werden. Diese Zellen sind durch Zwischenräume geschieden, welche Blutbahnen darstellen. In der That liegen in den Zwischenräumen zwischen den colonnenförmigen Zellen Blutzellen. Diese Zwischenräume sind mehr oder weniger rundlich und oft so schmal, dass in denselben nicht mehr, als ein Blutkörperchen Platz findet. Durch diese engen Räume sich hindurch zwingend, stellen sich die Blutkörperchen immer mit ihrem Rande zur Oberfläche der Kiemenlamelle, wobei sie sich etwas deformiren, wie man es klar auf tangentialen Schnitten beobachten kann (Fig. 4, 5)[1]. Auf diesen Schnitten kann man gleichfalls die Ausbuchtungen des Kernes der colonnenförmigen Zellen sehen.

Die Zwischenräume, durch welche das Blut in den Lamellen der Kiemenblätter fliesst, haben das Aussehen eines in einer Fläche liegenden Netzes von Kanälen und entsprechen den Kapillaren; es sind Kapillare der Athmungsfläche der Kiemen. Jedoch sind es keine echten Kapillare, da sie keine eigenen Wände ausser den Stützzellen der Kiemenblätterlamellen besitzen. Weder an Querschnitten, noch an tangentialen Schnitten durch die Lamellen der Kiemenblätter kann man weder selbständige Contouren

[1]) Es ist übrigens möglich, dass diese Deformation der rothen Blutkörperchen durch die Contraction der Lamellen der Kiemenblätter bei der Bearbeitung hervorgerufen wird und folglich ein Kunstproduct ist.

der Kapillare noch besondere ihre Wände bildende Zellen sehen (Fig. 3, 4, 5). Die Wände dieser Kanäle werden durch die Stützzellen gebildet, die die beiden Epithelblätter trennen, es sind somit intercelluläre Räume. Somit bewegt sich das Blut in dem Blutsystem der Athmungskanäle der Kiemenblätterlamellen des Barsches nicht in besonderen Kapillargefässen mit eigenen Wänden, sondern in intercellulären Räumen des Stützgewebes der Kiemenblätterlamellen. Die Stützzellen oder Pfeilerzellen (cellules en pilastre) fügen sich mit ihren sohlenförmig erweiterten Enden unmittelbar aneinander, so dass in Folge dessen die Zwischenräume zwischen ihnen geschlossene, vom äusseren Epithel abgesonderte Kanäle bilden. Das durch diese kleinen Räume sich fortbewegende Blut bespült das äussere Epithel nicht direct, überall dringt es nur zwischen die pfeilerförmigen Zellen. Alles dieses ist von Biétrix beschrieben worden und meine Beobachtungen bestätigen seine Angaben vollständig.

Gewöhnlich hebt sich bei der Bearbeitung, in Folge von ungleiche Contraction, die Epithelfläche der Kiemenlamellen von dem in denselben eingeschlossenen Gewebe ab (Fig. 2). Dann sieht man auf Schnitten im Inneren der Kiemenlamelle einen Gewebestreifen, in welchem die Zellen in einer Reihe liegen und regelmässig mit den Hohlräumen der Blutkanäle abwechselen, wobei der ganze Gewebestreifen rosenkranzförmig aussieht. Dieser Streifen besteht nämlich aus den Pfeilerzellen (cellules en pilastre), die mit ihren erweiterten Fusssohlen aneinander gebunden sind. Nur bei sehr günstigen Bedingungen gehen die Bestandtheile der Kiemenblätterlamellen nicht auseinander und dann sieht man auf Querschnitten auch ihren Bau, wie er auf Figur 3 zu sehen ist, d. h. wo die einzelnen zerstreuten Zellen in Form von Pfeilern beide Epithelflächen vereinen, die Zwischenräume aber zwischen diesen Zellen Blutbahnen bilden, die keine weiteren Wandungen haben.

Besonders klare Bilder erhält man, wenn bei Färbung mit Orange-G. oder Eosin die rothen Blutkörperchen sich intensiv gelb oder rosa färben. Die Blutzellen, welche die Blutbahnen füllen, unterscheiden sich sehr scharf von den Stützzellen, zwischen denen diese Bahnen liegen.

Wenn man die mit Hämalaun in toto gefärbten Präparate auf dem Objectträger mit Eosin färbt, bis dass man eine intensive rosa Färbung des ganzen Präparates erhält, und nachher das Präparat einige Sekunden über Ammoniakdämpfen hält, es schnell mit absolutem Alcohole abwäscht und in Canadabalsam überführt, so gelingt es oft solche Präparate zu erhalten,

auf welchen bei durch Hämalaun blau gefärbten Kernen, die intensive Eosinfarbe, die bei der Bearbeitung mit Ammoniak schwindet, sich nur im Plasma der rothen Blutkörperchen erhalten hat, die dann auch besonders scharf hervortreten (Fig. 5).

Ich muss auf einige Aehnlichkeiten hinweisen, die zwischen den Stützzellen (cellules en pilastre) der Kiemenlamellen und den eigenartigen Endothelzellen bestehen, welche die Wände jener Sinuse auskleiden, die in der Milz des Menschen zwischen Arterien und Venen liegen. Nach der neuesten Beschreibung Weidenreich's[1]) erscheint das Endothel hier in Form von langen Stabzellen, denen er die Fähigkeit sich zu contrahiren zuschreibt (die nach Biétrix wahrscheinlich auch den Stützzellen der Kiemenlamellen der Fische eigenthümlich sein soll). Eine sehr characteristische Eigenthümlichkeit dieser Zellen ist die lappenförmig eingeschnittene Form des Kernes in der senkrecht zur Länge des Kernes liegenden Ebene (ebenso wie in den Stützzellen der Kiemen; obgleich zum Unterschiede von diesen hier die Lappen nur einseitig sind, und zur Wand des Sinus gerichtet sind).

Die Kiemenlamellen der Neunaugen[2]).

In den Kiemensäcken der Neunaugen (Petromyzon fluviatilis) liegen reihenweise Kiemenblätter, die in grosser Anzahl Seitenfalten — d. h. Kiemenlamellen — tragen. Diese Lamellen haben ganz denselben Bau, wie die beim Barsche beschriebenen (Biétrix hat die Kiemen der Neunaugen nicht untersucht). Dank den grösseren histologischen Elementen ist es hier besonders deutlich zu sehen. Jede Lamelle (Fig. 7) ist jederseits mit einem dünnen, einschichtigen Epithel bedeckt, das aus stark abgeflächten Zellen besteht. Zwischen beiden Epithelschichten liegen cylindrische, säulenförmige, grösstentheils ziemlich niedrige, zuweilen aber höhere (wahrscheinlich je nach der Ausdehnung der Lamelle, d. h. je nach dem Grade der Füllung derselben mit Blut) Zellen (cellules en pilastre), die sich mit beiden Enden in die Epithelflächen stützen. Sie stützen dieselben und theilen sie von einander und bilden die einzigen fixen Zellenelemente, welche im Innern der Kiemenlamelle liegen; keine weitere bindegewebliche oder muskulöse Elemente (oder Kapillare mit eigenen Wandungen) giebt es in den Lamellen nicht. In

[1]) Weidenreich: Das Gefässsystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 58, 1901.

[2]) Die Arbeit von Giacomini. Sulla struttura delle branchie dei Petromyzonti, in: Ann. Fac. Med. e Mem. Accad. med. chir. Perugia, Vol. 12, 1900 — blieb mir unzugänglich. Nach dem Referate im „Zool. Jahresbericht" v. d. zool. St. in Neapel soll G. in den Kiemen von Petromyzon auch kein eigentliches Capillarsystem gefunden haben.

Abhängigkeit von dem Grade der Dehnung der Stützzellen selbst steht wohl auch die rundere oder ovalere Form der Kerne derselben. Manchmal giebt es auch Stützzellen mit zwei Kernen. Die Zwischenräume zwischen den Stützzellen bilden die Bahn, in welcher das Blut circulirt. Das Bett des Blutstromes besteht auch hier aus intercellulären Räumen. Aber das Blut, welches zwischen den pfeilerförmigen Stützzellen hindurchgeht, bespült auch in diesem Falle nicht die Epithelfläche der Kiemenlamellen direct. Jede Stützzelle wird an der Stelle, wo sie sich an das äussere Epithel anlegt, breiter, gleichsam eine dünne Fusssohle bildend, mit der sie sich an das Epithel stützt. Dabei verbinden sich die benachbarten Stützzellen mit ihren breiten Enden, diesen flachen plasmatischen Fusssohlen, gegenseitig. Auf solche Weise werden die Zwischenräume zwischen den Stützzellen zu geschlossenen Kanälen, die durch die verbreiterte Basis der Zellen vom äusseren Epithel getrennt sind. Das sich in diesen Gängen bewegende Blut bespült auf seinem Wege nur die Stützzellen und ihre Basis, aber nicht das äussere Epithel direct. Dies ist auf solchen Präparaten besonders klar zu sehen, wo in Folge ungleicher Contraction bei der Conservirung das äussere Epithel sich von den Stützzellen abgehoben hat; dort sieht man, wie die dünnen, flachen Fusssohlen der Stützzellen mit einander verbunden sind, geschlossene Kanäle bildend, die von dem bedeckenden Epithel abgetheilt sind (Fig. 7, b).

Das, was ich als plasmatische Fusssohlen oder Verbreiterung der beiden Enden der Stützzellen genannt, mit welchen diese Zellen einander berühren, besteht vielleicht nicht mehr aus eigentlichem Protoplasma, da auf Präparaten, wo die Stützzellen sich von den Epithelzellen losgelöst haben, ihre Verbindungen scharf begrenzt und stärker gefärbt erscheinen, als die Zelle selbst. Doch konnte ich weder bei Neunaugen, noch beim Barsche jene von Biétrix beschriebene, durch die Stützzellen gebildete, „membrane vitrée“ und die von ihr abgehende, in besonderen Rinnen der Stützzellen liegenden Auswüchse (colonnettes) constatiren. Doch habe ich nur in Canadabalsam eingeschlossene Schnitte untersucht, während Biétrix besonderes Gewicht darauf legt, dass die genannten Theile nur bei Untersuchung des Präparates in Glycerin oder in einem anderen weniger lichtbrechenden Medium, hervortreten, nicht aber im Canadabalsam.

Was die Bedeutung dieser Stützzellen in den Lamellen der Kiemenblätter der Fische betrifft, so betrachtet sie Biétrix als Endothelzellen: „de quelque manière que l'on doive considérer et classer les canaux du réseau branchial, la signification vraie

de ses éléments n'en est pas moins celle de cellules endothéliales" (p. 34). Er stellt sich die Sache so vor, dass bei der starken Entwickelung des Kapillarnetzes in den dünnen Zwischenräumen zwischen den beiden Epithelflächen der Kiemenlamellen von allen Zellenelementen nur die Elemente der Endothelwände der Kapillare zurückgeblieben sind, welche jedoch sich stark veränderten, sich von einander entfernten (nur mit ihren Fusssohlen in Verbindung blieben) und den Character eines reticulären Bindegewebes annahmen (p. 43). Nach Biétrix sind in den interepithelialen Räumen der Kiemenlamellen der Selachier und Teleosteer (wozu man auch die Neunaugen hinzufügen muss), durch das starke Wachsthum der Kapillare verdrängt, alle Zellenelemente verschwunden, ausser den Endothelzellen der Kapillare, die aber ein besonderes Aussehen und eine besondere Lage angenommen haben.

Ich hatte aber die Gelegenheit, meine Arbeit über den Parasitismus der Anodonta fortsetzend, mit dem Bau der Kiemen des Barsches und der Neunaugen auch den Bau der feinsten Verzweigungen der Axolotl- (Siredon) und Proteuskieme (Proteus anguineus) zu vergleichen; und dieser Vergleich führte mich zu einer von den Ergebnissen Biétrix's abweichenden Ansicht.

Die Kiemenlamellen des Axolotl und des Proteus.

Der Axolotl hat jederseits am Kopfe je 3 äussere Kiemen, die aus einem centralen zum Ende zu sich verjüngenden Schafte, bestehen, der von der Unterseite mit langen in 2 Reihen angeordneten Kiemenfäden besetzt ist, so dass die ausgestreckte Kieme des Axolotl ein federartiges Aussehen hat (Clemens). Die regelmässige zweireihige Anordnung wird jedoch dadurch gestört, dass ein Theil der Kiemenfäden nicht an den Rändern des centralen Körpers sondern direkt auf der Oberfläche seiner unteren, abgeplatteten Fläche liegt. Jede Kieme entspricht einem Kiemenbogen, an dem oberen Rande desselben sie sitzt. Beim Vergleiche mit den Kiemen der Knochenfische können wir den Kiemenkörper des Axolotl einem Kiemenblatte der Knochenfische an die Reihe stellen, wobei jeder Kiemenbogen nur ein einziges stark entwickeltes, massives Blatt trägt. Die zweireihig am Körper sitzenden langen Blätter oder Fäden würden wir dann

mit den Kiemenlamellen — den Seitenfalten der Kiemenblätter des Barsches — vergleichen. Die Aehnlichkeit wird noch dadurch gesteigert, dass die zweireihig am Körper sitzenden Kiemenfäden wirklich stark abgeplattet sind, wenigtens an ihrer Basis, und so in der That lange, schmale Blätter oder Lamellen darstellen.

Die Kiemen des Proteus, die gleichfalls in der 3 Zahl jederseits sitzen, unterscheiden sich von denjenigen des Axolotl dadurch, dass der Kiemenkörper sich in mehrere Aeste theilt; die an der unteren Seite des Körpers sitzenden Blättchen sind kürzer, als die Kiemenfäden des Axolotl und haben demgemäss eine noch flachere Form, so dass sie das Aussehen ziemlich breiter Platten haben und folglich noch mehr an die Kiemenlamellen der Fische erinnern. Beim Axolotl zieht sich längs der Achse jedes Kiemenfadens oder Kiemenlamelle eine Bindegewebsschicht, die reich an Pigmentzellen ist (Fig. 8). Längs den schmalen Rändern der Lamelle ziehen die Arterie und Vene derselben hin; ein Capillarnetz liegt hauptsächlich zwischen dem äusseren Epithel und dem Bindegewebe, an den flachen Seiten der Lamellen, wobei die Maschen des Netzes ziemlich breit sind, so dass auf Schnitten die Lumina der Capillare, durch Bindegewebe getrennt, ziemlich weit von einander liegen und eine klar ausgeprägte Endothelschicht haben (Fig. 8). Bei Proteus aber nähert sich der Bau der Kiemenlamellen schon sehr dem Bau derselben bei den Fischen.

Die Bindegewebeschicht der dünnen Kiemenblättchen (Kiemenlamellen) ist hier nämlich viel schwächer entwickelt, als beim Axolotl, und die Capillare nehmen verhältnissmässig viel mehr Raum ein (Fig. 9); sie liegen schon nicht mehr zwischen Epithel und Bindegewebe, wie beim Axolotl, aber ihre Lumina nehmen fast den ganzen Querschnitt der Kiemenlamelle ein. Sie sind durch bindegewebliche Zwischenstränge getrennt, die quer durch die Lamelle von einer Epithelfläche zur anderen ziehen und vollständig an die Stützzellen der Kiemenlamellen der Fische erinnern: sie erinnern an dieselben auch durch ihre Längsstreifung, die Biétrix bei den Fischen beschreibt, welche natürlich von der Lage der Fasern abhängt, sowie durch ihr Breitwerden direct unter dem Epithel, indem sie die Capillaren umbiegen und in die unter dem Epithel liegende bindegewebige Schicht übergehen. Doch unterscheiden sich diese Pfeilerbündel

von Bindegewebe, die die Dicke der Kiemenlamelle durchsetzen, dadurch von den Stützzellen in den Kiemenlamellen der Barsche oder der Neunaugen, dass sie 1. verschiedener Grösse sind, bald in Form ganz enger Bündel, bald in Form breiter Bänder, 2. dass sie nicht immer nur einen Kern enthalten, sondern oft auch zwei oder drei.

In den Zwischenräumen zwischen diesen pfeilerförmigen bindegeweblichen Querbalken ziehen sich bei Proteus wie bei den Fischen die Blutbahnen hin; doch während bei den Fischen, wie es von Biétrix entdeckt worden war, und von mir und Plehn bestätigt, sich das Blut direct in den intercellulären Räumen bewegt, haben die Capillare bei Proteus ihre eigenen Wände: überall nämlich kann man lange, dünne ausgedehnte Endothelkerne in den Wänden dieser Gefässe sehen; dort wo das Gefäss zwischen zwei pfeilerförmigen Balken hindurchgeht, kann man die endothelen Kerne oft an einem der Balken gedrückt finden (Fig. 9, 10, En.). Auf solche Weise verliert das Capillarnetz, welches zwischen den pfeilerförmigen Stützzellen der Kiemenlamelle hindurchgeht, seine endothele Auskleidung nicht; und folglich entsprechen die pfeilerförmigen Balken grösser gewordenen Endothelzellen in keinem Falle. In den Kiemenlamellen der Fische verlieren die Capillargefässe ihre Endothelwände und das Blut bewegt sich direct in den intercellulären Räumen der Stützzellen, wobei diese Zellen, mit ihren erweiterten Enden zusammenstossend, gleichsam einen geschlossenen Raum bilden, und das Endothel der Capillare ersetzen. Dank der grossen Aehnlichkeit der Pfeilerzellen der Fische mit den bindegeweblichen Balken bei Proteus können wir dieselben nicht als veränderte Endothelzellen der Capillare ansehen, und müssen folglich einen vollständigen Schwund der Endothelzellen annehmen. Der Umstand, dass bei Proteus die Kerne des Endothels der Capillare so klar zu sehen sind, während sie bei der Neunauge, beim Barsche und den von Biétrix untersuchten Fischen fehlen, kann man wohl kaum durch die bekannte Grösse der Elemente bei Proteus erklären. Bei der Untersuchung des Baues der Kiemenlamellen der Fische benutzte ich sowohl, wie auch Biétrix, die stärksten Vergrösserungen, und dennoch konnten wir in den intercellulären Räumen zwischen den Stützzellen keine Spur vom eigentlichen Endothel der Capillaren finden; besonders klar tritt das auf

Tangentialschnitten hervor. Deswegen sieht auch Biétrix die Stützzellen der Kiemenlamellen der Fische als eine Art veränderten Endothels der Capillare an. Aber bei Proteus existiren in den Kiemenlamellen ähnliche pfeilerförmige Gebilde, und daneben haben die Capillare ihr Endothel behalten; deswegen sind die Erklärungen Biétrix's wohl kaum richtig und wir müssen bei den Fischen in den Kiemenlamellen einen localen Schwund des Endothels der Capillare und einen directen Durchgang des Blutes in den Kiemen durch die intercellulären Räume des Bindegewebes annehmen.

Den Bau der feinsten Kiemenverzweigungen beim Axolotl, Proteus und den Fischen vergleichend, sehen wir ein allmähliches Schwinden des Bindegewebes: beim Axolotl bildet den Inhalt der Kiemenlamelle Bindegewebe, in welchem ein Capillarnetz mit verhältnissmässig grossen Schlingen liegt. Bei Proteus wird das Capillarnetz dichter, das Bindegewebe liegt zwischen ihm bündelweise senkrecht zur Verbreitungsfläche desselben (oder, was dasselbe ist, senkrecht zur Epithelfläche der Kiemenlamelle) und theilt und umgiebt die Capillare. In diesen Bündeln bemerkt man eine streifige Anordnung der Bindegewebefasern, die Bündel sind von verschiedener Dicke, mit einem oder vielen Kernen. Dabei bewahren die Capillare immer ihre endothele Auskleidung. Endlich wird in den Kiemenlamellen des Barsches, des Neunauges und (nach der Beschreibung von Biétrix) anderer Fische die bindegewebliche Grundlage der Kiemenlamelle bis zum Minimum reducirt; den bindegeweblichen Balken von Proteus entsprechen bei den Fischen pfeilerförmige Zellen, in den intercellulären Räumen zwischen denselben bewegt sich das Blut, die Endothelauskleidung verschwindet in diesen Zwischenräumen. Da diese pfeilerförmigen Stützzellen (cellules en pilastre) augenscheinlich den bindegeweblichen Balken bei Proteus entsprechen, so haben wir gewiss kein Recht sie mit Endothelzellen zu identificiren, und so müssen wir annehmen, dass in den Kiemenlamellen der Fische ein Schwinden der eigenen Wände der Capillare, ihrer endothelialen Auskleidung vor sich geht und das Blut in Bahnen, die intercelluläre Räume des Bindegewebes darstellen, sich bewegt.

Das bildet übrigens keinen grossen principiellen Unterschied; die Endothelwände der Capillare sind ihrer Entstehung

nach ja nichts anderes, als Zellen jenes allgemeinen Mesenchyms, wo die Entwicklung der Blutgefässe vor sich geht; die dem Blutstrome direct anliegenden Zellen verwandeln sich unterm Einfluss des Druckes desselben und ihres gegenseitigen Zusammenhanges zu characteristischen flachen, unter einander verbundenen Endothelzellen. In den Kiemenlamellen der Fische beobachten wir eine maximale Reduction des Mesenchyms: in Folge der geringen Quantität von Mesenchymzellen (sie liegen nur als den Blutstrom trennende Inseln) reichen die Mesenchymelemente nicht für die Bildung des Endothels hin.

Biétrix hat auch die Entwicklung der Kiemenlamellen bei Forellenembryonen untersucht: die Lamellen legen sich in Form von Falten des Kiemenblattepithels an, in welche Mesenchymzellen eindringen; zwischen denselben erscheint Blut mit seinen Formelementen, die Mesenchymzellen selbst aber, zwischen zwei Epithelblättern liegend, nehmen den Character von pfeilerförmigen Stützzellen an. Daraus folgt, dass die Kiemenlamellen bei den Fischen das ganze Leben hindurch den Character ihres embryonalen Baues bewahren. Bei den Amphibien entwickelt sich in den Kiemenfäden(-lamellen) Bindegewebe, ein Stroma bildend, in welchem ein Capillarnetz von normalem Baue liegt; bei den Fischen entwickelt sich ein solches Stroma nicht und das Blut circulirt in den Zwischenräumen zwischen den Mesenchymzellen.

Die physiologische Bedeutung eines solchen Baues der Kiemenlamellen bei den Fischen liegt auf der Hand: durch Vergrösserung der Epithelfläche und durch Zurückführung des Bindegewebes der Kiemenlamellen auf ein Minimum bringt sie die Möglichkeit einer Berührung des Blutstromes mit dem die Kiemen umspülenden Wasser auf ein Maximum.

Ich will noch bemerken, dass die Epitheldecke der Kiemenlamellen bei Proteus und dem Axolotl, wenigstens auf einiger Ausdehnung, ebenso wie bei den Fischen aus einer Schicht sehr niedrigen Epithels besteht.

Analogie mit Crustaceen.

Eine bedeutende Analogie mit dem beschriebenen Bau der Kiemenlamellen bei den Fischen bieten die Kiemen der Crustaceen dar. Biétrix (p. 31) weist auf die Aehnlichkeit des Baues mit den Kiemen der Flusskrebse auf Grundlage älterer Untersuchungen Haeckels u. A hin. In der

unlängst erschienenen Arbeit von Kimus[1]) über die Kiemen der Crustaceen ist der histologische Bau der Kiemen bei einigen Isopoden ausführlich beschrieben worden; die sonderbare Aehnlichkeit mit dem Baue der Kiemenlamellen der Fische springt in die Augen. Die Kiemen der Isopoden bilden dünne Lamellen die in zwei Reihen unten längs der Bauchseite liegen: es sind die Exopodite und Endopodite der Abdominalextremitäten. Jede solche Lamelle bildet gleichsam eine Epithelfalte: eine äussere und innere Epithelfläche von Chitin bedeckt und durch einen dünnen Spaltraum getrennt. In den Zwischenräumen der Lamellen befinden sich bindegewebliche Elemente und keine selbständigen Wände besitzenden Höhlen, in denen das Blut circulirt. Einen besonders characteristischen Zug aber liefern eigenartige Stützen oder Balken, welche beide Epithelflächen verbinden. Zum Unterschiede davon, was wir bei Fischen oder bei Proteus beobachten, sind diese Balken von den Epithelzellen selbst gebildet: die Zellen einer Seite oder Fläche treten in gewissen Zwischenräumen in Verbindung mit den Epithelzellen der gegenüber liegenden Seite. Solche Verbindungsbrücken können aus einer, zwei oder mehreren Zellen gebildet sein — bei verschiedenen Isopodenarten verschieden — und weisen auch bei verschiedenen Formen Eigenthümlichkeiten im Bau auf. Ihr allgemeiner Character aber erinnert sehr an die Pfeilerzellen „cellules en pilastre" der Kiemenlamellen der Fische. In den letzteren haben wir, wie auch in den Kiemen der Isopoden, zwei epitheliale Flächen, die durch einen engen spaltförmigen Raum geschieden sind und durch Brücken oder Pfeiler verbunden werden; in den Zwischenräumen zwischen den Pfeilern, in den Räumen, die ausser den Pfeilerzellen keine weitere (endothelialen) Wände haben, circulirt das Blut. Diese Pfeilerzellen sind in den Kiemen der Fische und denjenigen der Isopoden verschiedener histologischer Herkunft; in einem Falle müssen wir, so weit bekannt, sie zu den Elementen des Mesenchyms zählen, im anderen bilden sie sich aus den Epithelzellen selbst. Ihre physiologisch-mechanische Bedeutung aber ist augenscheinlich dieselbe; der Mechanismus des Kiemenlamellenbaues ist bei Isopoden und Fischen von derselben Art. Die zahlreichen Abbildungen von Durchschnitten

[1]) Kimus. Recherches sur les branchies des crustacés: — La Cellule T. XV. 1898.

durch die Kiemen der Isopoden bei Kimus erinnern sehr an die Schnitte durch die Kiemenlamellen der Teleosteer (Barsch), der Neunaugen oder des Proteus, die ich dargestellt habe. Wir haben auch hier, wie in unzähligen anderen Fällen, eine Convergenzerscheinung. Es ist bemerkenswerth, dass in den Kiemenlamellen der Wirbelthiere durch die Abwesenheit der Endothelwände und den Ersatz der Capillare durch einfache intercelluläre Räume, gleichsam eine Rückkehr zu einem einfacheren, aber zu gleicher Zeit auch vom physiologischen Standpunkte höherem Kiemenbau erreicht wird.

In den Kiemen der Isopoden bewegt sich das Blut im Allgemeinen in den Zwischenräumen zwischen den Stützzellen; aber in verschiedenen Gattungen erreichen die bindegewebigen Elemente der Kiemen und die zu- und abführenden Gefässe mit eigenen Wandungen eine grössere oder kleinere Ausbildung. „Il semble en découler", sagt Kimus (p. 383), „que l'état non vasculaire de la lame branchiale est une disposition primitive, e'est celle des crustacés inférieurs, et que l'apparition du tissu intermédiaire, son développement et surtout sa transformation en vaisseaux sanguins constituent un progrés." Im Grunde haben wir auch bei den von mir untersuchten Formen (Fische, Proteus und Axolotl) in aufsteigender phylogenetischer Reihe einen Uebergang von Kiemenlamellen ohne Capillare, die nur aus Epithelblättern und Stützzellen bestehen, zu Kiemenlamellen mit Capillaren, die in der stark entwickelten Bindegewebeschicht lagern[1]).

Einen sehr ähnlichen Bau weisen augenscheinlich auch die von Chitin bedeckten und mit Blut gefüllten Lungenlamellen (lamelles pulmonaires) in den Lungen der Araneiden auf [auf dieselben wurde ich von Herrn Tarnani aufmerksam gemacht[2])].

Die intercellulären Räume im Epithel der Kiemenblätter beim Barsche.

Kehren wir wieder zum Baue der Kiemenblätter des Barsches zurück. Wir sprachen von ihren mit Kiemenlamellen bedeckten Seitenflächen. Was den Bau des Epithels an den Kanten der Kiemen-

[1]) Vergl. auch die etwas später erschienene, aber weniger ausführliche Arbeit von Stoller über die Kiemen der Onisciden.

[2]) Siehe Mac-Leod. Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des arachnides. — Arch. de Biol. T. V, 1884. Berteaux. Le poumon des arachnides, La cellule. Vol. V, 1889.

blätter betrfft, so entsprechen sie in den Hauptzügen dem Bau der Hautepidermis der Teleosteer überhaupt (Fig. 6). Unter dem Epithel liegt eine ziemlich dicke mit Anilinfarben tingirbare Basalmembran (Bm.). Die Oberflächenschicht des Epithels ist von einer ununterbrochenen, oder fast ununterbrochenen Schicht becherförmiger Schleimzellen eingenommen (Schl.-Z.). Zwischen den Zellen des Epithels (Ep.) befinden sich stark entwickelte Intercellularlücken; die Zellen der tiefsten Schicht stossen mit ihren erweiterten Basaltheilen an einander und liegen der Basalmembran direct auf; die Zwischenzellen, welche zwischen den Zellen der Basalreihe und den Schleimzellen der Oberfläche lagern (im Ganzen ungefähr 6—8 Reihen), haben eine unregelmässige Form und sind in oft ziemlich lange Fortsätze ausgezogen, durch welche sie gegenseitig verbunden sind. Zwischen diesen Fortsätzen bleiben ziemlich bedeutende Intercellularräume, die auf Präparaten als Hohlräume erscheinen. In den Intercellularräumen befindet sich immer eine grössere oder geringere Zahl von Leucocyten (Wanderzellen).

Direct unter der dicken Epithelschicht jeder Kante des Kiemenblattes liegt das entsprechende Gefäss; auf Präparaten liegt das Epithel in einigen Fällen direct den Gefässwänden an, in anderen ist es von ihnen durch einen Zwischenraum getrennt. Ich glaube, dass die erste Lage der Wirklichkeit entspricht, da in dem Zwischenraume zwischen dem Epithel der Kante des Kiemenblattes und der Gefässwand man gar keine bindegewebige Elemente sieht. Unter der Basalmembran des Epithels findet man immer nur eine grössere oder geringere Anzahl von Leucocyten, ähnlich denjenigen, die in den Intercellularräumen des Epithels liegen und manchmal auf Schnitten in dem Lumen des Gefässes selbst vorkommen; manchmal bilden sich kleine Anhäufungen von Leucocyten; es gelang mir, in denselben auch Mitosen zu sehen. Dort wo die Kanten umbiegen und in die Seitenfläche des Kiemenblattes übergehen, liegt unterm Epithel, dasselbe von der Gefässwand und von dem knorpeligen Stützstabe trennend, eine dünne Bindegewebeschicht.

Im Bau des Epithels des Kiemenblattrandes haben wir ein neues Beispiel einer abweichenden Epithelform, wo in Folge der starken Entwickelung der intercellulären Räume die einzelnen Zellen weit von einander liegen, und mit proto-

plasmatischen Auswüchsen verbunden sind, so dass im Ganzen das Epithel den Character von Mesenchymgewebe annimmt. Ausser dem früher bekannten Baue des Epithels in dem sogenannten Schmelzorgan der Zahnanlage bei Wirbelthieren sind in neuerer Zeit einige neue Fälle einer solchen Aenderung des Epithelcharacters von Studnička und Koppen beschrieben worden. In dem beschriebenen Epithel des Randes der Kiemenblätter des Barsches sind die intercellulären Räume sehr gross; aber an der Oberfläche ist das Epithel mit einer Schicht becherförmiger Zellen bedeckt und hier fehlen die Intercellularräume: die Becherzellen lagern entweder direct an einander oder sind durch indifferente Epithelzellen getrennt, die Intercellularräume reichen aber nicht bis zur Epitheloberfläche. Die Erweiterung der Intercellularräume in der Epithelschicht zwischen der oberflächlichen Schicht der Schleimzellen und der Basalmembran, wobei dieselben mit lymphoider Flüssigkeit mit stellenweise vorkommenden Leucocyten erfüllt sind müssen wir wahrscheinlich als Anpassung zur besseren Ernährung der an der Oberfläche liegenden und energisch arbeitenden Schleimzellen ansehen.

Mitrophanow fand stark erweiterte Intercellularräume in dem Kamme des Schwanzes (und in den Lidern) des Tritons. Schuberg beschrieb unlängst in den Hoden der Blutegel (Hirudo und Aulastomum) ein einschichtiges Epithel, in welchem die einzelnen Zellen weit von einander liegen, durch plasmatische Brücken verbunden sind und an Bindegewebezellen erinnern. Vergl. gleichfalls bei Schuberg die Bemerkungen über die Bedeutung eines solchen Epithelbaues für die richtige Auffassung des Epithelcharakters der Hautdecke bei den Platoden (Trematoden, Cestoden).

Erklärung der Tafel IX.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Kiemenblatt des Barsches, nicht weit vom freien Ende. Bearb. mit Sublimat und Essigsäure; Hämalaun und Eosin. i. r. = Innenrand; a. r. = Aussenrand des Kiemenblattes; Lam. = Kiemenlamellen, unregelmässig durch den Schnitt gestreift; Ep. = äusseres Epithel; St. Z. = Stützzellen in tangentialem Durchschnitt getroffen; die kleineren Zellen zwischen ihnen sind Blutkörperchen; C. = Knorpelstab in der Axe des Kiemenblattes durchziehend; ar. = Arterie; v. = Vene des Kiemenblattes. Vergr. 187. Zeiss. Aprochromat. Ob. 8.0 mm. C. O. 6.

Fig. 2. Theil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt des Barsches. L. = Kiemenlamellen; Ep. = Epithel derselben, welches von den zu einem Ganzen verbundenen Stützzellen (St. Z.) der Lamellen sich abgehoben hat. Dieselbe Bearbeitung. Vergr. 250. Ob. 8.0 mm. C. O. 8.

Fig. 3. Schnitt durch eine Kiemenlamelle (Falte des Kiemenblattes) des Barsches. Ep. = äusseres einschichtiges Epithel; st. = Stützzellen; Bl. = Blutkörperchen in intercellulären Räumen (zwischen den Stützzellen), welche die Capillare ersetzen. Dieselbe Bearbeitung. Zeiss Homog. Imm. syst. 2.0 mm. C. O. 4. Vergr. 500.

Fig. 4 u. 5. Theile eines Tangentialschnittes durch eine Kiemenlamelle des Barsches, der die Stützzellen (St.) und die Intercellularräume zwischen ihnen, welche die Blutbahn bilden und mit Blutkörperchen gefüllt sind (Bl.), getroffen hat. Bei Ep. ist die Epithelschicht der Lamelle getroffen. Bearb. mit Sublimat. Färbung: Hämalaun und Orange-G. (Fig. 4); Hämalaun und Eosin (Fig. 5) (Ausziehen mit Ammoniak). — Zeiss. Imm. 2.0. C. O. 4 (Fig. 4) und C. O. 6 (Fig. 5). Vergr. 500 und 750.

Fig. 6. Kiemenblatt des Barsches; Schnitt durch die Kante. Ep. = Epithel mit stark entwickelten Intercellularräumen, in welchen man Wanderzellen (Leucocyten, ½Lc) findet. — Schl. z. = oberflächliche Schicht der becherförmigen Schleimzellen; Bm. = Basalmembran, unter welcher gleichfalls Leucocyten (Lc.) vorkommen. Seib. Homog. Imm. 1/12. Vergr. 580.

Fig. 7. Schnitt durch die Kiemenlamellen eines Neunauges (Petromyzon fluviatilis); in b hat sich das Epithel (Ep.) von der Schicht der Stützzellen (St. Z.), die mit den basalen Theilen unter einander verbunden sind, losgelöst. Bl. = Bluträume zwischen den Stützzellen. Bei x hat der Schnitt den Rand einer Stützzelle kaum gestreift. — Sublimat und Essigsäure, Hämalaun und Eosin. Vergr. a) Zeiss. Obj. 3.0 mm. C. O. 4; b) Zeiss. Imm. 2.0. C. O. 4. (333 und 500.)

Fig. 8. Querschnitt durch einen Kiemenfaden (Kiemenlamelle) des Axolotl (Siredon). Ep. = Epithel; Bng. = Bindegewebe; Bl. = unter dem Epithel, in der Bindegewebeschicht liegende Capillare. Seitlich am Querschnitte sind die Arterie und Vene der Kiemenlamelle zu sehen. Sublimat und Essigsäure; Safranin und Methylengrün. Vergr. 187. Zeiss. Ob. 8.0 mm. C. O. 6.

Fig. 9. Durchschnitt durch ein Kiemenblättchen (Kiemenlamelle) von Proteus anguineus. Ep. = Epithel; Bl. = Blutgefässe (Capillare) durch kleine Zwischenstränge von Bindegewebe getrennt (Bng.), welche einen den Stützzellen in den Kiemenlamellen der Fische ähnlichen Charakter annehmen. Sublimat und Essigsäure; Hämalaun und Orange-G. Vergr. 187. Zeiss. Ob. 8.0 mm. C. O 6.

Fig. 10. Ein Theil desselben Präparates bei stärkerer Vergr. 333. (Ob. 3.0, C.O.4.) Bng = Bindegewebe, zwei Capillare trennend und den Charakter einer Stützzelle annehmend; En. = Kern einer Endothelzelle in einer Capillare. Die Capillare besitzen also eine selbständige Endothelwand.

Literatur.

1. Berteaux: Le poumon des arachnides. La cellule. Vol. V, 1889.
2. Biétrix: Etude de quelques faits relatifs à la morphologie générale du systéme circulatoire à propos du réseau branchial des poissons. Paris, Masson. 1895.

3. Clemens: Die äusseren Kiemen d. Wirbelthiere. Anat. Hefte. 1. Abth. V. Bd. 1895.
4. Kimus: Recherches sur les branchies des crustacés. La cellule. T. XV. 1898.
5. Koppen: Ueber Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen und über die Flossenstacheln von Spinax niger. Zool. Jahrb. Abth. Anat. 14. Bd. 1901.
6. Mac-Leod: Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des arachnides. Arch. de Biologie. T. V. 1884.
7. Maurer: Die Epidermis. 1895.
8. Mitrophanow: Ueber die Intercellularlücken und Intercellularbrücken im Epithel. Zeit. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.
9. Plehn, Marianne: Zum feineren Bau der Fischkieme. Zool. Anz. 1901, No. 48.
10. Riess: Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Archiv für Naturgeschichte (Troschel's), 47. Jg. 1881
11. Sarasin, C. u. P.: Directe Communication des Blutes mit dem umgebenden Medium. Arbeiten aus dem Zool. Zootom. Institut in Würzburg. Bd. 8.
12. Schuberg: Beiträge zur Histologie der männlich. Geschlechtsorgane v. Hirudo u. Aulastomum, nebst einigen Bemerkungen z. Epithelfrage bei den Plattwürmern. Zeit. wiss. Zool. 66. Bd. 1899.
13. Stoller, James: On the organs of respiration of the Oniscidae. Zoologica. Bd. X. Hft. 25. 1899.
14. Studnička: Ueber einige Modificationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. böhmischen Gesellschaft d. Wissenschaften. Math. Naturw. Cl. Jg. 1889.
15. Weidenreich: Das Gefässsystem der menschlichen Milz. Arch. mikr. Anat. 58. Bd. 1901.

Nachtrag.

Nachträglich finde ich, dass ausser den Crustaceen, auch die Kiemen einiger Mollusken einen ganz ähnlichen Bau aufweisen, wie er für die Kiemenlamellen der Fische hier beschrieben wurde: nämlich die Kiemenlamellen der Chitoniden (Acanthopleura echinata), wie sie Plate beschrieben hat, zeigten eine auffallende Aehnlichkeit in ihrem Bau mit den Kiemenlamellen des Barsches, des Neunauges etc. So erinnert ein Schnitt durch die Acanthopleura-Kieme, wie er bei Plate, Taf. IX., Fig. 89, abgebildet ist, ausserordentlich an einen Schnitt der Kiemenlamellen des Neunauges [1]).

[1]) Plate, Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zoolog. Jahrbücher, Supplement-Band IV, 1897.)

Der Bau der Lamellibranchialen Kieme ist im Allgemeinen viel komplicirter; aber auch hier finden wir zuweilen ähnliche Strukturen, z. B. im „sinus lamellaire" der Kieme von Pecten, nach Janssens (wobei der Autor auf eine Analogie der Struktur mit den Lungenlamellen der Arachniden hinweist)[1].

Aus dem ersten anatomischen Institut zu Wien.

Bemerkungen zum Aufsatz Völkers:
Beiträge zur Entwickelung des Pankreas bei den Amnioten.

Von
Dr. **Konrad Helly.**

Kürzlich erschien eine Arbeit von Völker[2], worin derselbe die Schlüsse kritisirt, welche ich in meiner Arbeit „Zur Pankreasentwickelung der Säugethiere" (dies Arch. Bd. 57, 1901) gezogen habe, und sich gegen mehrere derselben wendet. Da ich nun zu meinen Schlüssen auf Grund genauer Untersuchungen gekommen bin, deren Ergebnisse ich in der gedachten Arbeit ausführlich beschrieben habe, musste ich erwarten, dass Völker mir eine unrichtige Auslegung dieser Ergebnisse nachweisen würde. In dieser Erwartung fand ich mich aber vollständig getäuscht, da er sich darauf beschränkt hat, theils mir Absichten und Meinungen zuzumuthen die ich nicht geäussert habe, theils meinen angeblich unrichtigen Schlüssen keineswegs besser bewiesene entgegenzustellen.

So war es nie meine Absicht, „die Befunde, welche mit verallgemeinernden Dogmeten nicht zusammenstimmen, nicht gelten zu lassen". Der aufmerksame Leser wird vielmehr finden, wenn er sich der Mühe unterzieht, ausser den Schlussfolgerungen auch noch die ganze übrige Arbeit zu lesen, dass ich daselbst an mehreren Stellen die von meinen abweichenden Befunde Anderer unter der Voraussetzung ihrer Richtigkeit wohl vollständig gelten liess, sie aber entweder in das Reich der Varietäten verwiesen habe, oder ihnen eine andere, meiner Auffassung entsprechende, Deutung angedeihen liess. Am aller-

[1] Janssens, Les branchies des Acéphales. La Cellule. Tome IX, 1893.

[2] Völker: Beiträge zur Entwickelung des Pankreas bei den Amnioten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59, 1. Hft., 1901.

wenigsten dürfen jedoch die von mir angeführten 8 Embryonen von His als beweisend hingestellt werden für die ursprünglich caudale Lage des dorsalen Pankreas gegenüber dem ventralen. Denn da Völker sich der Ansicht Jener anschliesst, welche beim Menschen die caudale Lage des dorsalen Pankreas als das primäre Verhalten annehmen, hätten folgerichtig von mehreren Embryonen die jüngeren noch diesen Zustand aufzuweisen, während bei den älteren sich die Umkehrung zur cranialen Lage des dorsalen Pankreas vollziehen müsste. Wer nun die Abbildungen in His, Anatomie menschlicher Embryonen, III. pag. 16—24, betrachtet, muss auf den ersten Blick erkennen, dass gerade bei den jüngsten Embryonen die dorsale Anlage cranial von dem Lebergange in den Darm mündet, während sie caudal nur an den älteren gelegen ist. Letztere Fälle müssen daher im Sinne meiner Ausführungen auf pag. 324 als Varietäten betrachtet werden.

Bezüglich der angeblichen „gegenseitigen Bewegung der Mündungsstellen der Leber und des Pankreas", die sich auch aus den vier Embryonen Janosik's ergeben soll, verweise ich auf pagg. 323 und 324, sowie auf die Beschreibung der Pankreasanlagen beim Meerschwein, insbesondere auf pagg. 277, 312 bis 313. Man wird daselbst finden, dass ich meine Befunde an 23 Plattenmodellen durch direkte Messungen derselben gemacht habe. Jedermann weiss aber, dass das blosse Abzählen von Schnitten, wie es auch Völker wieder that, gänzlich unzureichend ist für die Massbestimmung an Organen, von denen man ohne Modell unmöglich genau angeben kann, in welcher Richtung sie von dem Schnitte getroffen wurden. Uebrigens ist Völker eine Erklärung und einen etwa histologisch begründeten Beweiss für die gedachte „Bewegung" gänzlich schuldig geblieben.

Weiters bekämpft Völker meine Ansicht über den Abschnürungsvorgang der dorsalen Pankreasanlage. Zur Stütze meiner Behauptung, dass dieselbe in craniocaudaler Richtung beginne — womit ja auch gesagt ist, dass jede andere Abschnürungsrichtung, die noch auftreten mag, jedenfalls später eintritt — verweise ich auch hier auf meine Modelle, sowie auf das, was ich (pagg. 292 und 311) über die Nothwendigkeit gesagt habe, bei der Bestimmung dieses Vorganges die Objecte so zu orientiren, dass deren Längsachse parallel der Längsachse des Körpers liegt. Ferner habe ich auf pagg. 325 bis 326 klar

auseinandergesetzt, wie ich jene Ziffern gewann, die mir mit mathematischer Genauigkeit anzeigten, in welcher Richtung die Abschnürung vor sich geht. Wenn Völker die Richtigkeit meiner Angaben anzweifelt, wird er daher zunächst von seinen Embryonen gute Modelle anfertigen und an diesen die Stichhältigkeit seiner Behauptungen darthun müssen.

Was endlich den letzten seiner Einwände gegen meine Ansichten über die ventralen Anlagen betrifft, dass sie sich nämlich nicht auf alle Säugethiere anwenden lassen, so möchte ich bemerken, dass der Vorwurf der Verallgemeinerung, der mir hier sowie auch in den früheren Einwänden gemacht wird, der Berechtigung entbehrt, da ich in diesem Punkte die gleiche Ansicht hege wie Völker. Daher sagte ich selbst beispielsweise auf pag. 396, „dass es nicht angehe, von dem Abschnürungsvorgange, wie er bei einem Säugethiere möglicherweise angetroffen werden kann, verallgemeinernd auf den ganzen Typus der Säuger zu schliessen.“ Eine Ausnahme mag man mit der linken ventralen Anlage machen; denn da dieselbe bisher bei allen darauf untersuchten Säugern, wofern sie überhaupt gefunden wurde, sich als ein vergängliches Gebilde zeigte, ist die Berechtigung dafür, sie bei den Säugethieren als ein der Rückbildung anheimfallendes Organ zu erklären, nicht geringer, als für die verallgemeinernde Behauptung Völker's dass den Säugethieren ein dorsales Pankreas zukomme. Wenn aber Völker bei anderen Thieren zum Ergebnisse kommt, dass die ventralen Anlagen auf einer oder beiden Seiten überhaupt vermisst werden, so stimmen diese Befunde, die Richtigkeit der Beobachtung vorausgesetzt, mit den Befunden am Meerschwein und Kaninchen sehr gut zusammen; denn da bei diesen Thieren die gedachten Anlagen auf beiden Seiten, bezw. nur auf einer bloss vorübergehend auftreten, so ist es sehr wohl möglich, dass sie bei anderen überhaupt nicht zur Anlage kommen.

Damit glaube ich hinlänglich bewiesen zu haben, dass meine Schlussfolgerungen in der Fassung, wie ich sie ihnen gab, vollständig zu Recht bestehen. Auf eine weitere Erörterung der Streitfragen kann ich jedoch insolange nicht eingehen, als Völker nicht im Stande ist, seine mir gegenüber gemachten Behauptungen mit Hilfe von Modellen zu beweisen, die er von denselben Thierspecies gewonnen hat, wie ich es that.

Wien, October 1901.

Bemerkungen zum Aufsatze R. Heinz:

Ueber Phagocytose der Lebergefässendothelien.

Von
Prof. **Browicz** in Krakau.

Im 58. Band dieses Archivs ist unter genanntem Titel ein Aufsatz von Heinz erschienen, der mich zu folgenden Bemerkungen veranlasst.

Im 55. Band dieses Archivs veröffentlichte ich aus Anlass der Publikation Kupffers über die sogenannten Sternzellen der Säugethierleber (Bd. 54) eine Mittheilung, in welcher ich darauf hingewiesen habe, dass ich gleichzeitig mit Kupffer im April 1898 Nachfolgendes betreffs der Endothelzellen der intraacinösen Blutcapillaren berichtet habe (Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau).

Neben platten mit flachen Kernen versehenen Endothelzellen, oder wie ich dieselben nenne, Wandzellen der Blutcapillaren, da sie die einzigen, alleinigen Bestandtheile der intraacinösen Blutcapillaren bilden und mit den Leberzellen normal innig zusammenhängen, in innigem organischen Verbande sich befinden, sind an einzelnen Stellen voluminöse, längliche Zellen zu sehen, welche in das Lumen der Capillaren manchmal sehr stark hineinragen, was man an klaffenden Blutcapillaren äusserst deutlich zu sehen bekommt. Gleichzeitig mit Kupffer wies ich damals darauf hin, dass diese voluminösen in das Lumen der Capillaren hineinragenden Zellen oft feine in das Lumen der Capillaren gerichtete Fortsätze zeigen und dass dieselben sehr oft nicht nur Erythrocyten, wie dies auch Kupffer angiebt, aber auch Leucocyten, Pigmentschollen enthalten. Untersuchungsobjekte bildeten menschliche Leber Neugeborner und Erwachsener sowie Hundeleber.

Ich habe also, wie aus meiner Mittheilung in diesem Archiv erhellt, gleichzeitig mit Kupffer auf diesen Zustand und phagocytäre Function der Wandzellen der intraacinösen Blutcapillaren hingewiesen, was Heinz in der genannten Publication ausser Acht lässt.

Im Monate Mai 1900 habe ich in den Publikationen der Akademie der Wissenschaften in Krakau, deren Anzeiger in jeder Universitätsbibliothek vorliegt, einen Aufsatz über den Bau der intraacinösen Blutcapillaren und ihr Verhältniss zu den Leberzellen veröffentlicht, in welchem ich eingehend die Structur der intraacinösen Blutcapillaren behandle und worin ich angeführt habe, dass die Wandzellen nicht an allen Abschnitten der Capillarwand ein gleiches Aussehen darbieten. An dem einen Abschnitte erscheinen dieselben als platte, mit platten Kernen versehene, Zellen, an anderen Abschnitten erscheinen die Zellen bedeutend dicker wie gequollen, ragen stark in das Lumen der Blutcapillaren hinein, wobei an ihrer intravasalen Fläche nicht selten feine Fortsätze vorkommen, welche gegen das Lumen der Capillaren gerichtet sind. In diesen, in das Capillarlumen hineinragenden Wandzellen und nur in diesen kommen Erythrocyten vor.

Weiter gebe ich dort an: „In der Leber von Hunden, denen subcutan Toluilendiamin eingeführt worden war, findet man in den Wandzellen ausser den Erythrocyten auch braunes, amorphes oder krystallinisches Pigment, also mikroskopische Spuren des von den Wandzellen eingesogenen flüssigen Hämoglobins. Diese Bilder entsprechen den Bildern, welche man in Hundelebern nach Einführung von Hämoglobinlösung in die Blutbahn als auch in Muskatnusslebern des Menschen zu sehen bekommt, wo in den Leberzellen mikroskopische Spuren von in die Zellen gelangten Hämoglobins im Cytoplasma als auch in Kernen der Leberzellen nach Formalinhärtung vorkommen.

Diese Umstände beweisen nun, dass diese Zellen, Wandzellen, aus dem Blute morphotische Bestandtheile, wobei möglicherweise analog der Rolle der Fortsätze an den Leucocyten die an der intravasalen Fläche derselben vorkommenden Fortsätze einen thätigen Antheil mitspielen, als auch in Lösung befindliche Substanzen aufnehmen.

Auf Grund der nur in diesen voluminösen, länglichen Zellen eruirbaren Anwesenheit von Erythrocyten und Hämoglobinspuren erachte ich dieselben als das Bild von in dem Zeitmomente, wann das Gewebe zur Untersuchung entnommen worden ist, thätigen Zellen, während die platten Zellen als zu derselben Zeit ruhende anzusehen wären, denn nicht alle

Zellen innerhalb eines Gewebes sind stetig und gleichzeitig thätig, es existirt eine Arbeitstheilung, was die Zeit anbetrifft. Der active Antheil der Wandzellen an der physiologischen Transsudation aus dem Blute in das Gewebe respective in die Leberzellen wird nicht auf einem Durchsickern der Blutbestandtheile durch die Wandzellen hindurch beruhen. Die Wandzellen können die physiologische Transsudation reguliren, was die Menge und Art der Blutbestandtheile anbetrifft." Heinz spricht von ruhenden und in Phagocytose begriffenen Zellen, was ich schon vor ihm ausgesprochen habe. Ich betrachte jedoch die Vergrösserung der Wandzellen nicht als Folge des Einwirkens der Erythrocyten oder überhaupt morphotischer Theile, welche, wie es Heinz erklärt, als formativer Reiz wirken sollen, sondern als den Ausdruck des thätigen Zustandes der Wandzellen, welche activ morphologische Bestandtheile des Blutes einsaugen, wobei die an diesen Zellen wahrnehmbaren gegen das Capillarlumen gerichteten Fortsätze möglicherweise mitwirken.

Heinz erwähnt (S. 577), dass er „innerhalb der Leberzellen nie ganze rothe Blutkörperchen finden konnte wie das Browicz nach Injection von (Blutkörperchen auflösenden) Hämoglobinlösung in das Gefässsystem von Hunden beschreibt. Nach meinen Beobachtungen wird von den Leberzellen gelöster Blutfarbstoff aufgenommen, der sich dann in ihnen zu körnigem Pigment niederschlägt." Ich experimentirte an Hunden, Heinz an Kaninchen und Hühnern. Nicht nur nach Injection einer Hämoglobinlösung in das Gefässsystem des Hundes findet man innerhalb der Leberzellen wohlerhaltene Erythrocyten ja selbst in Vacuolen Haufen derselben, welche zu hyalinen Kugeln zusammenschmelzen können (Intussusceptim der Erythrocyten in die Leberzellen und die daraus möglichen Bilder, Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, Juli 1899) aber auch nach der Transfusion fremdartigen definibrirten Blutes (Ueber die Herkunft der amyloiden Substanz. (Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, Juli 1901 und Klinisch-therapeutische Wochenschrift. Wien. 1901.) ja in physiologischem Zustande in normalen Lebern von Hunden während der Verdauung ohne Zuthun irgend eines schädlichen Einflusses findet man im Cytoplasma als auch im Kerne der Leberzellen wohl-

erhaltene, ganze Erythrocyten und im Kerne auch Hämoglobinkrystalle, worüber ich in meiner Publication: Wie und in welcher Form wird den Leberzellen Hämoglobin zugeführt (Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, Juni 1897) berichtet habe. Dass flüssiges Hämoglobin in die Leberzellen ja bis in den Kern hineingelangt, darüber berichtete ich in den Publicationen über Krystallisationsphänomene in der Leberzelle und das mikroskopische Bild der Leberzelle nach intravenöser Hämoglobininjection (Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, April und November 1898). Dass Heinz an der Kaninchenleber Erythrocyten in der Leberzelle nicht gesehen hat, mag vielleicht daran gelegen sein, dass, wie Heinz mit Recht in seinem in demselben Bande dieses Archivs veröffentlichten Aufsatze über eine einfache Methode zur Darstellung der Gallencapillaren bemerkt, beim Kaninchen, das beständig einen vollen Magen hat, nicht wie beim Fleischfresser ausgesprochene Perioden von Verdauungsthätigkeit und Ruhe statthaben.

Noch eine Bemerkung finde ich mich veranlasst aus Anlass der Arbeit Heinz hinzuzufügen nämlich über die Anwendung des Formalins und der Gefrierschnitte, welche Methode er als eine ideale Untersuchungsmethode befunden hat. Diese Methode, deren ich mich bei meinen Leberuntersuchungen seit Jahren ausschliesslich bediene, habe ich in allen meinen Publicationen seit 1897 angegeben und ihre Vorzüge in mannigfacher Hinsicht hervorgehoben, worauf ich auch eben im 55. Bande dieses Archivs als auch in Virchow's Archiv 1900 hingewiesen habe, dass das Formalin Gallenfarbstoff gut conservirt, während und nach der Härtung das Hervorrufen von Krystallisationsphänomenen in den Zellen ermöglicht, die Vornahme mikrochemischer Reactionen des Fettes und Eisens nicht hindert, dass es ein gutes mikrochemisches Reagens auf das flüssige in den Geweben vorfindbare Hämoglobin bildet, dahingegen es Erythrocyten vorzüglich conservirt. Auch betreffs der Gallengänge sowohl intracellulärer als auch extracellulärer hat sich mir diese Methode bewährt (Intracelluläre Gallengänge, Bau der intercellulären Gallengänge und ihr Verhältniss zu den intraacinösen Blutcapillaren. Haben die intercellulären Gallengänge eigene Wandungen? Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, März 1897, Januar und November 1900).

Ich gebrauche, um der möglichen Schrumpfung der Gewebe und Zellen vorzubeugen nur 2% Formalin, in welchem die Stücke einige Tage verweilen und unmittelbar ohne Abspülung mit Wasser und ohne irgend eine Nachhärtung verfertige ich Gefriermikrotomschnitte, welche nachher den gewöhnlichen Proceduren der Färbung unterzogen werden.

Einige Bemerkungen zur Histologie des elektrischen Lappens bei Torpedo marmorata.

Von

Em. Mencl, Demonstrator am Institute für Zoologie und vergleichende Anatomie an der böhmischen Universität Prag.

Hierzu Tafel X und 4 Textfiguren.

Meine im Mai und Juli in der königlichen böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften vorgelegten und böhmisch geschriebenen zwei Arbeiten[1]) beschäftigten sich der Hauptsache nach mit dem Vorkommen der Anastomosen zwischen zwei benachbarten Ganglienzellen im Lobus electricus von Torpedo. Da die hier mitgetheilten Thatsachen einiges Interesse für die Kenntniss des Centralnervensystems erwecken dürften, so erlaube ich mir an dieser Stelle ein kurzes Referat über meine erwähnte Arbeit vorzulegen.

Ohne die älteren Befunde vermeintlicher Anastomosen, welche z. B. Delle Chiaje, Remak, Wagner, Carrière, Förster, Arndt, Stilling, Schröder, Besser, Jolly, Lawdowsky (Dendriten-Anastomosen) u. A. zeichnen und beschreiben, näher zu besprechen, will ich auch die Gegner der Anastomosen z. B. M. Schultze (1871), Deiters, Leydig, Waldeyer, Lenhossék, Stieda (1899) da nicht erwähnen und verweise in dieser Richtung auf die böhmische Original-

[1]) Mencl: Příspěvky k histologii elektrického centra u Torpedo marmorata. I. Theil: Anastomosy gangliových elementů; II. Theil: Tvary anormní pathologické at d. Sitzber. der königl. böhm. Gesellschaft der Wissensch. II. Classe No. 20 u. 28, 1901.

arbeit, wo neben der ausführlichen Uebersicht der Anastomosengeschichte auch das Literatur-Verzeichniss angeführt ist.

Im Jahre 1896 veröffentlichte Ayers (Journ. of comparative Neurology, Vol. VI. No. 1: The Origin and growth of brain cell in the adult body) ein Referat, in dem er angiebt, dass es ihm bei Torpedo occidentalis im elektrischen Centrum Ganglienzellen-Anastomosen und einzelne Stadien der Zelltheilung zu finden gelungen ist.

Ein Jahr darauf giebt Held an, dass „die Vereinigung und Verbindung von Nervenzellen durch Achsencylinderfortsätze geschieht", welche Angabe mit den Thatsachen kaum übereinstimmt (Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1895, 1897, pag. 283 u. Suppl. 1897, pag. 273, 275).

Auch Dogiel, Greef und neuerdings Embden haben zwischen den Nervenelementen in der Retina Anastomosen gefunden, und ebenso Haller in den Basalganglien des Vorderhirns von Salmofario, wie früher im Centralnervensystem von Orthagoriscus. Garten ist von der Existenz der Anastomosen speciell im elektrischen Lappen des Zitterrochens nicht überzeugt, obwohl er sie nicht leugnen will, sondern bezeichnet das Vorkommen der Anastomosen als „einen besonderen Glückszufall", dem er niemals begegnete. Diesem Forscher lagen, wie er erwähnt, nur Sagittalschnitte vor, wogegen ich selbst immer nur Frontalschnitte angefertigt habe und somit kann ich nicht beurtheilen, ob die Anastomosen an Sagittalschnitten vorkommen oder nicht.

Anastomose, wie sie Rhode (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII, 1895) zeichnet, ist nach meiner Ueberzeugung gewiss unrichtig und auch über die Zeichnungen von V. Ružička kann ich mir keine rechte Vorstellung machen. Im vorigen Jahre veröffentlichte Brown (Journ. of Comp. Neurol. Vol. X, No. 3, 1900) eine Mittheilung, wo er einige Anastomosen aus dem Centralnervensystem vom Pimephales abbildet Auf Grund einer gewiss nicht richtig gedeuteten Anastomose construirte sich der Verfasser eine höchst merkwürdige Theorie über die Entstehung solcher Anastomosen. Er sagt nämlich:

„In one case (Fig. 5) two cells were joined in a manner which suggested a degree of incomplete anastomosis. The two cells and the connecting process being in the same plane, the

line of refraction, near the most central cell of the group, could not have been caused by a process entering the cell body at a ligher or lower level or by one which passed over or under the cell. The line of refraction may represent the meeting of the protoplasm of one cell with that of the other without as yet having become homogenous with it."

Er meint also, die Ganglienzellen senden an zwei gegenüberliegenden Stellen Protoplasmafortsätze aus, die so lange gegen einander wachsen, bis sie sich berühren, um dann vollkommen zusammenzufliessen. Eine bessere und nach meinen Beobachtungen der Wahrheit thatsächlich entsprechende Erklärung, wie die Verbindungen entstehen, finde ich bei Ayers. Derselbe beschreibt Anastomosen, wie schon erwähnt, im elektrischen Lappen von Torpedo occidentalis und spricht sogar von ganzen Stadienreihen der Ganglienzelltheilung. Interessant ist der Umstand, dass schon M. Schultze im Jahre 1871 in Stricker's Handbuch der Gewebelehre (i. J. 1868 in der Arbeit „De structura cellularum fibrarumque nervearum" sagt er noch: „neque unquam anastomosin vidi duarum cellularum") die mit Anastomosen verbundenen Zellen auf den Typus der zweikernigen Zellen „die regelmässig im Sympathicus des Kaninchens vorkommen", zurückführen will.

Nach dieser historischen Vorbemerkung erlaube ich mir auf meine Resultate zurückzukommen. Die mit Sublimat fixirten Objecte habe ich in toto mit Boraxcarmin gefärbt — welche Methode selbstverständlich für diese Zwecke hinreichend war — und da eben habe ich zuerst verhältnissmässig zahlreiche Anastomosen gefunden. Auch mit anderen Fixirungs- und Färbemethoden habe ich dieselben Resultate gewonnen. Die Serienschnitte waren 15 μ stark.

Was die wirkliche Anzahl der Anastomosen betrifft, so kann man voraussetzen, dass sie viel grösser ist, als man es an Schnittserien finden kann, denn es gelingt nur sehr selten, dass die Brücke ihrer ganzen Länge nach in die Schnittebene fällt, um sie als eine ganz unzweifelhafte Anastomose anerkennen zu dürfen.

Eine wichtige Regel, welcher meinen Untersuchungen zufolge die Anastomosen unterworfen sind, ist die, dass die Plasmabrücken niemals eine Verästelung aufweisen. Aus diesem Grunde

erscheint mir fraglich, ob die erwähnte verästelte Anastomose Rhode's richtig ist Auch die von V. Ružička veröffentlichten Anastomosen-Abbildungen sind nicht überzeugend. Die Anastomosen können übrigens ausschliesslich zwischen je zwei Zellen bestehen, und das ist nicht der Fall bei seiner Fig. 22 (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII), welche allein von allen angeführten Beispielen auf wirklicher Anastomose beruht.

Die Structur der Verbindungsbrücken ist dieselbe wie die des Cytoplasmas. Dieser Umstand, sowie die zwei eben erwähnten Regeln und die Thatsache, dass die Brücke immer je kürzer, desto breiter ist und umgekehrt — alles das brachte mich, noch bevor mir das Ayer'sche Referat zu Gesicht gekommen war, zur Ansicht, dass die Anastomosen ihren Ursprung in Zelltheilung haben, welche noch nicht zur vollkommenen Trennung der beiden Tochterzellen vorgeschritten ist.

Meine Untersuchungen über die Anastomosen führten mich also zu folgenden Resultaten:

1. Es existiren Anastomosen zwischen Ganglienzellen im Lobus electricus des Zitterrochens und zwar verhältnissmässig zahlreich (Taf. Fig. 1 u. 2 veranschaulicht die deutlichsten von den Anastomosen).

2. Die Anastomosen sind zahlreicher bei jüngeren als bei älteren Individuen.

3. Die Anastomosen entbehren in allen Fällen der Verästelungen oder Varicositäten.

4. Die Verbindung findet immer nur zwischen zwei Zellen statt.

5. Die Anastomosen haben eine rein cytoplasmatische Structur und es kann von Verbindungen nervöser Natur keine Rede sein.

6. Die durch eine Plasmabrücke verbundenen Zellen stellen das vorletzte Stadium der Zelltheilung vor.

Neuerdings habe ich auch auf anderen Objecten Anastomosen gefunden. In dem einen Falle handelt es sich um die

Fig. 1.
Zwei Zellen aus der Oblongata des Menschen (Hämatoxylinpräparat).

Oliva eines Erwachsenen (Text-Fig. 1) und im zweiten Falle war eine Verbindung im Cornu anterius des Rückenmarkes aus der lumbalen Gegend eines Neugeborenen (Text-Fig. 2).

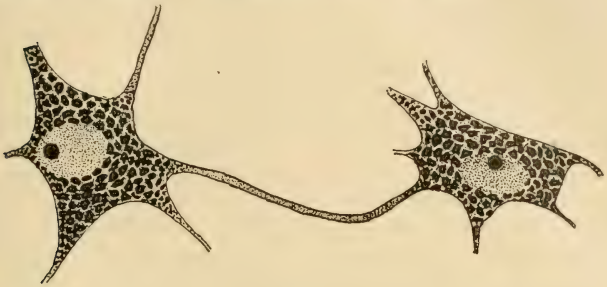


Fig. 2.
Zwei Zellen aus dem lumbalen Marke des Menschen (nach einem Delafield Hämatoxylin-Präparate).

Fig. 3.
Ganglienzellenpaar aus dem Rückenmarke von Acipenser (Toluidinpräparat).

Ausserdem habe ich noch einige Anastomosen bei Acipense (Text-Fig. 3), Tropidonotus, Vipera gefunden.

Es bleibt noch übrig, auf einige interessante Thatsachen aus dem Lobus electricus hinzuweisen. Es handelt sich in erster Reihe um destructive Thätigkeit der Leukocyten. In einem Falle finde ich, dass diese Körperchen in eine Ganglienzelle bis in den Kern hineindringen, wodurch der letztere sein Chromatin verliert. Der Process liess sich folgendermassen verfolgen:

Das Körperchen macht am Rande der Zelle eine Einbuchtung, die sich vertieft und endlich das Körperchen einschliesst. Dasselbe bewegt sich weiter zum Kerne (s. Tafel, Fig. 3 links), ohne hinter sich irgend eine Spur zu lassen, ja sogar ohne eine Vakuole um sich im Protoplasma zu bilden. Das geschieht erst in gewisser Entfernung vom Kerne; es bildet sich da bald eine verlängerte (s. Tafel, Fig. 4), bald rundliche (Fig. 5), ziemlich räumliche Vakuole, die sich in den Kern öffnet, und durch die so gebildete Mündung dringt der Leukocyt in den Kern hinein. Darauf verschwindet

das Chromatin (s. Tafel, Fig. 3 rechts). Was weiter geschieht, kann ich nicht sagen, weil meine Präparate weitere eventuelle Stadien nicht aufweisen. Interessant ist der Umstand, dass sich dabei kein Einfluss auf die ganze Zelle zeigt — ich glaube aber, dass der Process mit jener, durch den Leukocyt verursachten Chromolyse nicht zum Abschlusse gelangt ist.

In einem anderen Falle habe ich ein sehr häufiges Vorkommen von Vakuolen in den Ganglienzellen beobachtet. Es handelt sich da wahrscheinlich um sehr vorgeschrittene Fettdegeneration. Diese Erscheinung ist, aber in anderer Form, überall verbreitet, denn ich habe sie bisher in kleinerem Massstabe und immer nur bei wenigen Zellen an verschiedenem von Menschen, Säugethieren, Vögeln etc. herrührenden Materiale gefunden. Oefter kommen die Vakuolen bei den Fischen (Petromyzon, Lophins, Aeanthias, Spinax, Raja, Solea, Anguilla, Salms etc.) vor, aber bei Weitem nicht in solcher Ausdehnung, wie sie ein Exemplar von Torpedo darbot. Die Sache verhält sich folgendermassen: An irgend einer Stelle im Protoplasma, gewöhnlich aber nahe dem Kern erscheint eine oder mehrere Vakuolen, häufig regelmässig im Kreise um den Kern gereiht, welche sich langsam vergrössern, den Kern verdrängen, um endlich bis auf die Oberfläche der Zelle zu gelangen. In solchen Vakuolen (wo der Zerfall noch nicht beendet ist und das Degenerationsprodukt schon weggeschaft oder resorbirt), befindet sich ein Coagulum von hyaliner, stark lichtbrechender und homogoner Substanz, wahrscheinlich von einer fettartigen Beschaffenheit. Der Process schreitet langsam fort, so dass wir in folgenden Stadien nur schmale Plasmastreifchen finden, die die Vakuolen umsäumen. Diese Erscheinung konstatirte ich nebst dem auch in zahlreichen Ganglienzellen der Oblongata, hauptsächlich in der Oliva superior (s. Text-Fig. 4); an dieser Stelle fand sie aber keineswegs solche Ausdehnung wie im Lobus. Auf Lobus-Serien von anderen Individuen konnte man hie und da einige kleine Vakuolen finden; übrigens kommen dieselben nur als lichte Stellen im Protoplasma zum Vorschein, gelangen nicht bis auf die Oberfläche und ihre Menge und Grösse sind dieselben wie bei anderen Arten. Daraus schliesse ich, dass es sich in diesem Falle um eine ganz besondere Erscheinung handelt und dass man in dieser Hinsicht zwei Formen unterscheiden muss in dem Sinne,

Fig. 4.
Vakuolisirte Zellen aus der Oliva superior von Torpedo marmorata. (Heidenhain's Hämatoxylin.)

dass es auf der einen Seite in Ganglienzellen kleine, nicht allzu zahlreiche und die Existenz der Zellen nicht bedrohende Vakuolen giebt, und auf der anderen Vakuolen, die eben geschilderte Eigenschaften besitzen, die Zelle gänzlich destruiren und nur bei gewissen Individuen vorkommen, dann aber sehr verbreitet (s. Taf., Fig. 6) sind.

Es ist eine sehr merkwürdige Erscheinung, wenn ein Neurit in's Innere der Ganglienzelle hineingewachsen ist. Der Achsencylinderfortsatz wächst gegen den Körper einer nebenliegenden Zelle und durchbohrt sie in der Weise, dass sie ihm eine Art von Hülle bildet (s. Tafel, Fig. 7). In der Zelle kann man noch Spuren vom Kern finden. Die Endigung des Neurits ist keulenförmig, von einem feinen netzartigen Coagulum umgeben, in welches vom Neurite drei feine, aus kegelförmigen Erhöhungen am Neurite entspringende Plasmafortsätze hineinstrahlen, die sich ihrer Grösse nach schon auf der Grenze des mikroskopischen Sehens befinden, sowie drei Körnchen unter jedem Fortsatze, die in drei kleinen hellen Areolen liegen. Auf der Seite des Neurits dringt in die Zelle auch ein Leukocyt hinein. Obzwar dieser Fall ganz vereinzelt und recht sonderbar erscheint, so ist er doch keineswegs ohne Bedeutung. Er ist ein klassischer Beweis gegen Brown's erwähnte Anschauung und auch gegen diejenigen, welche den Ganglien-Anastomosen nervöse Natur beilegen. Uebrigens führe ich den Fall als ein interessantes Curiosum an. Aehnliche Erscheinungen hat Held (Structur der Nervenzellen, Arch. f. Anat. u. Phys. — Anat. Abth. 1897) im Nucleus trapezoides von Kaninchen und Katze, dann bei zwei Zellen der Formatio reticularis des Kaninchens und mehrmals beim Hechte beobachtet und bildet auch einige Beispiele ab. Dazu bemerkt er, dass er keine Struktur trotz der Feinheit der Schnitte an

den intracellulären Fasern beobachten konnte und weiter vermuthet er, „dass es sich in einigen Fällen um in die Zellen eingedrungene und endende Achsencylinder handelt, in anderen Fällen jedoch, wo eine völlig homogen aussehende Faser auch ausserhalb zu beobachten ist, um Neurogliafasern . . .". Mittelst dieser Erscheinung erklärt Held die Vermuthung der älteren Autoren (Harless etc.), die den Achsencylinder aus dem Nucleolus entspringen sehen Mir scheint jedoch, dass die Anschauung Studnička's, dass die älteren Autoren die von ihm (Einige Bemerkungen über die feinere Struktur der Ganglienzellen aus dem Lobus electricus von Torpedo marmorata. Abhandl. königl. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften 1901, XV) beschriebene „tigroide Achse" vor sich hätten, als sie den Achsencylinder aus dem Nucleolus entspringen sahen, besser sei.

Es sei mir noch erlaubt, meine Anschauung betreffs der Relationen zwischen Blutcapillaren und Ganglienzellen zu erörtern. Garten z. B. ist von Existenz von Kapillaren innerhalb der Zellen nicht überzeugt und sagt: „. . . man findet nicht selten Kapillaren, welche dem Zellleib dicht anliegend, diesen einbuchten und oft geradezu von zwei Protoplasmafortsätzen umklammert werden. Diese Lage glaube ich aber noch nicht als intracelluläre bezeichnen zu können." (Garten, die Veränderungen in den Ganglienzellen des elektrischen Lappens der Zitterrochen nach der Durchschneidung der aus ihm entspringenden Nerven. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1900, Heft 3/4.) Ich habe ebenfalls sehr oft gefunden, dass eine Kapillare das Plasma der Ganglienzelle berührt, oder die Zelle einen Ausläufer zur Kapillare entsendet. In dieser Hinsicht stimmen meine Befunde mit denen Garten's vollkommen überein, ebenfalls wie sie gegen Rohde in der Sache des Verhältnisses zwischen Ganglienzellen und Neuroglia sprechen.

Die Figur 8 der beiliegenden Tafel veranschaulicht eine Sache, auf welche ich da nur aufmerksam mache, weil ich sie nicht eingehender studiren konnte, die aber verdient, dass man ihr besondere Aufmerksamkeit widmet. Auf meinen Eisenhämatoxylinpräparaten und noch besser auf einem mir gefälligst von Herrn Doc. Dr. F. K. Studnička zur Disposition gegebenen Methylenblau-Präparate fand ich, dass sich über die ganze Fläche des Lobus zwischen den Zellen ein feines Netz

erstreckt, dessen Fasern stark varicös aussahen. Durch den Farbenton sticht dieses Gebilde von seiner Umgebung auffallend ab. Die Möglichkeit, es handle sich da um Artefact, ist ausgeschlossen. —

Nucleolenvermehrung ist zwar eine bei den Ganglienzellen ganz gewöhnliche Sache, aber ich habe sie wieder nur bei einem einzigen Individuum in auffallend grosser Ausdehnung gefunden.

Die Zellen mit blos einem Nucleolus waren in Minorität. Die Zahl der Nucleolen schwankte zwischen zwei und fünf in einem Kerne, und immer einer von ihnen übertraf die übrigen an Grösse. Sonst lege ich dieser Sache kein grösseres Gewicht bei.

Erklärung der Tafel X.

Fig. 1 und 2 Zwei Anastomosen, von denen die auf Fig. 1 veranschaulichte, von einem Eisen-Hämatoxylin, die andere von Boraxcarmin-Präparate herrührt.

Fig. 3. Links bewegt sich ein Leukocyt durch das Protoplasma zum Kern. Rechts liegt ein Leukocyt im Kern und hat das Chromatin zerlegt.

Fig. 4 und 5. Ein Leukocyt in dem Augenblicke, als er aus der Vakuole in den Kern hineinwandert.

Fig. 6. Vakuolisirte Ganglienzellen.

Fig. 7. Hineindringen eines Neurits in die Zelle.

Fig. 8. Intercelluläres Netz.

Aus dem I. anatomischen Institut in Wien.

Ueber arterio-venöse Anastomosen an den Extremitätenenden beim Menschen und den krallentragenden Säugethieren.

Von

Dr. **Otto Grosser**, Assistent am Institut.

Hierzu Tafel XI und XII und 2 Textfiguren.

Die von mir zuerst an Chiropteren (1901) vorgenommene genauere Untersuchung der arterio-venösen Anastomosen hatte einige wesentliche Merkmale des Baues der Gefässwandung an der Uebergangsstelle zutage gefördert, Merkmale, welche die Prüfung der anderen bisher bekannt gewordenen Anastomosen als wünschenswerth erscheinen liessen. Doch beschränken sich die vorliegenden Untersuchungen auf die Endglieder der Extremitäten des Menschen und einiger Vertreter der Raubthiere und Nager (sowie, mit negativem Erfolge, auf einige Reptilien), weil die an anderen Regionen des Thierkörpers beobachteten Anastomosen nicht die Bedeutung der hier behandelten Gruppe erlangen. (Die Uebergänge in den Schwellkörpern des Genitale bilden wenigstens functionell eine Gruppe für sich; über ihren Bau vergl. v. Ebner 1900 und pag. 210 dieser Arbeit.)

Die Erörterung der vorliegenden Frage geht, wie allgemein bekannt, hauptsächlich auf Sucquet zurück. Dieser hat 1862 für den Menschen auf Grund von Injectionen mit alkoholischen Harzlösungen, die mittelst Russ gefärbt waren, das Vorkommen von Anastomosen in der Haut des Ellbogens und des Knies, dann in den Lippen, den Wangen, der Nase, den Schläfen, den Augenlidern, der Stirne und dem Ohre behauptet; diese Anastomosen sollen schon mit schwacher Loupenvergrösserung sichtbar sein. Ausführlicher hat er die Uebergänge im Bereiche

der Endglieder der Finger und Zehen beschrieben (im Nagelbett, besonders der Lunula, und der Fingerbeere) und namentlich auf vielfache, korkzieherartige Windungen sowohl der Arterien als der Venen in der Nähe der Uebergangsstelle hingewiesen. Ganz ähnliche Uebergänge findet Sucquet auch in der Haut des Thenar und Antithenar sowie des „bourrelet de la partie antérieure de la paume de la main." Den Durchmesser der die Anastomosen bildenden „Kapillaren" schätzt er auf etwa 0,1 mm.

Diese Sucquet'schen Angaben wurden später von Fanny Berlinerblau (1875) in ihrer Gänze bestritten; sie erklärt dieselben aus Trugbildern, welche durch den Uebertritt der Masse durch die typischen Kapillaren in die Venen zustande kommen.

Die wichtigste Publication überhaupt, die bisher über die Frage der Anastomosen erschienen ist, ist die bekannte Arbeit von Hoyer aus dem Jahre 1877. Sie ist auch bisher die einzige[1]), welche auf Grund vollständig einwandfreier, histologischer Methoden[2]) ausgeführt ist und die gewonnenen Resultate durch genaue Abbildungen belegt. Hier wird man auch eine Literaturübersicht über die mannigfachen älteren Angaben über Anastomosen bei Thieren, an verschiedenen Stellen des Körpers, finden.

Hoyer fand sichere Anastomosen (pag. 606) „bei Thieren an den Ohren (Kaninchen, Katze, Hund, nicht aber Ferkel und Meerschweinchen), in der Gegend der Nasenspitze und der Lippen, an den Zehen der vorderen und hinteren Extremität, an der Schwanzspitze und in den cavernösen Bildungen der Geschlechtsorgane; beim Menschen dagegen vermochte ich trotz wiederholter Injectionen am Kopfe keine derartigen Gefässverbindungen nachzuweisen, dagegen an den Händen und Füssen und an den Geschlechtsorganen." Auch am Knie und Ellbogen fehlen die Anastomosen beim Menschen, und Hoyer legt auch die Gründe dar, welche zur Täuschung Sucquet's geführt haben mögen.

[1]) Meines Wissens ist seither nur noch meine eigene Untersuchung über die Anastomosen der Chiropteren (1901) erschienen.

[2]) Versilberung des Endothels und Färbung der Gefässwände durch diffundirende Carminlösungen, eventuell mit Nachinjection eines anderen Farbstoffes (Berlinerblau) und Aufhellung ganzer Stücke oder sehr dicker Schnitte.

Ueber den histologischen Bau der Anastomosen sagt Hoyer bloss (pag. 609 f.): „Die Verbindung erfolgt stets auf die Weise, dass ein durch seine complicierte Structur deutlich charakterisierter kleiner Gefässast einen oder mehrere gleichfalls noch deutlich arterielle Zweige abgibt, welche in benachbarte kleine Venenzweige nach mehr oder weniger stark geschlängeltem Verlaufe unmittelbar einmünden; an der Communicationsstelle erweitert sich der Verbindungsast ein wenig trichterförmig, im Uebrigen behält er bis zur Einmündung seine arterielle Structur bei." Dieser Bau des Uebergangstückes ist immer derselbe: die Venen, welche dasselbe aufnehmen, zeigen aber je nach der Oertlichkeit verschieden gebaute Wände. Innerhalb der Endphalange des Kaninchens, im menschlichen Nagelbett, in der Matrix des Schweinehufes, in der Nasenspitze verschiedener Thiere bestehen diese nur aus Endothel, höchstens mit zarter bindegewebiger Adventitia; in der Schwanzspitze der Thiere und der Fingerbeere des Menschen besitzen sie eine deutliche circuläre Musculatur.

Es sei nun gleich hier bemerkt, dass die Verhältnisse an den Uebergangstellen doch nicht so einfache sind als Hoyer annahm. Auch lassen sich an den Venen der ersten Gruppe wenigstens stellenweise Muskelfasern erkennen.

Von den speciellen Angaben Hoyers mögen noch diejenigen über die Anastomosen an den Endgliedern der Extremitäten etwas ausführlicher Erwähnung finden. Bei krallentragenden Thieren fand er regelmässig von beiden Seiten durch eigene Oeffnungen in die Endphalangen eindringende Arterien- und Venenzweige, zwischen denen die Anastomosen Verbindungen herstellen. Seine Schilderung des näheren Verhaltens beim Kaninchen soll später citiert werden; von Hund und Katze erwähnt er nur, dass das Markgewebe, in welchem die Anastomosen liegen, „in den Maschen einer spongiösen Knochensubstanz vertheilt ist." Beim Ferkel liegen arteriovenöse Uebergänge nach Hoyer in der Tiefe der Matrix des Hufes; dass sie bei Huftieren allgemeiner vorkommen, beweist wohl die Angabe Hyrtl's (1864), dass er solche Anastomosen beim Pferd und bei Wiederkäuern gefunden habe.

Für seine Untersuchungen menschlicher Extremitäten hat Hoyer vorzüglich Kinderleichen benutzt; er vermochte die

Anastomosen „niemals an einer anderen Stelle[1]) sicher zu constatieren, als wie nur an den Spitzen der Finger und Zehen.“ Hier liegen sie „am zahlreichsten an der Haut der Fingerspitze und unter dem Nagelbett.“ Die näheren Angaben sollen gleichfalls später im Texte citiert werden.

Auch Zuckerkandl (1884) erwähnt ausdrücklich das Fehlen präcapillarer Verbindungen zwischen Arterien und Venen in der Nasenschleimhaut.

Bourceret (1885) kennt die Arbeit Hoyers nicht[2]); er geht auch wieder im Wesentlichen auf Sucquet zurück. Doch will er, statt wie dieser von einer „circulation dérivative“, lieber von einer „circulation locale“ durch die Anastomosen sprechen. Seine Technik ist auch im Wesentlichen dieselbe wie die Sucquet's; auch er injiciert die Gefässe mit gefärbten Talg- oder Gelatinemassen und stellt sie dann durch makroskopische oder Loupenpräparation dar. Er leugnet (und vielleicht mit Unrecht, wenigstens was die Extremitätenenden betrifft) überhaupt, dass Sucquet wahre Anastomosen gesehen habe, erklärt auch das Zustandekommen von Trugbildern ausführlich und gibt an, dass es nur in der Fingerpulpa, unter den zwei distalen Dritteln des Nagels und an verschiedenen Stellen des Thenar und Hypothenar Anastomosen gebe, in Form von „petits pelotons de capillaires très gros et très courts qui fournissent un passage rapide au sang des artères dans les veines.“ In der Pulpa zerfallen Arterien von 0,1—0,2 mm Durchmesser in Kapillaren von 40—80 μ Durchmesser, die sich sofort wieder zu Venen vereinigen. An anderen Stellen scheint eine kleine Arterie unter Verminderung des Durchmessers sich zu einem Gefässknäuel, aus dem eine kleine Vene hervorgeht, einzurollen. Von den Knäueln gehen spärliche Kapillaren zur Haut. Im Nagelbett verlaufen die Uebergangskapillaren grossentheils gestreckt longitudinal. Durch diese weiten „Kapillaren“ lassen sich selbst Lycopodiumsporen hindurchspritzen. Der Abhandlung sind auch zwei recht schematische Abbildungen solcher Gefässknäuel beigegeben. Ueberhaupt ist in der Beschreibung eine Reihe von Ungenauigkeiten enthalten, und die Arbeit von Hoyer gibt die Verhältnisse im

[1]) Mit Ausnahme vielleicht der Fusssohle.

[2]) Nur in einer Anmerkung wird ein ganz kurzes Referat eines dritten Autors (Assaki) citiert.

Allgemeinen viel richtiger wieder. Eine von Bourceret in Aussicht gestellte ausführlichere histologische Darstellung der Uebergangskapillaren konnte ich nicht auffinden.

Von späteren Untersuchern ist meines Wissens nur noch Gérard (1896 u. 1897) zu nennen. Seine Ausführungen scheinen zu beweisen, was ja auch Hoyer zugegeben hatte, dass vereinzelt, an verschiedenen Stellen des Gefässsystemes der Extremitäten, besonders ihrer Beugefalten (einmal angeblich sogar zwischen Aorta und Vena cava inferior) feine anastomotische Kanäle zwischen starken Arterien und Venen vorkommen können. Ihr Durchmesser soll zwischen 0,4 und 3 mm (!), ihre Länge von 4 bis 45 mm schwanken, ihr histologischer Bau weist einige Muskelfasern, das Fehlen elastischer Schichten und eine ziemlich dicke (von Gérard nicht näher definierte) Tunica externa auf. Doch können namentlich die weiteren unter den von Gérard beschriebenen Gefässübergängen, wenn überhaupt, nur ausserordentlich selten vorkommen, da sie ja für die gewöhnlichen Injectionsmassen der Anatomien bereits sehr leicht durchgängig sein müssten; an unserem Institute wurde nie etwas Derartiges beobachtet.

Was die arterio-venösen Anastomosen der Chiropteren betrifft, die übrigens in der Geschichte der Anastomosenlehre überhaupt eine grosse Rolle spielen, so wurde sowohl die sie betreffende Literatur als auch ihr Bau und ihre muthmassliche Function an anderem Orte (Anatom. Hefte 1901) von mir bereits ausführlich dargestellt. Hier sei nur wiederholt, dass die genaue Untersuchung der Frage eine glänzende Rechtfertigung Hyrtls (1862), der weite Anastomosen an der Endphalange des Daumens beschrieben hatte, gegenüber den entgegengesetzten Angaben H. Müller's (1863) und F. Berlinerblau's (1875) ergab. In der Flughaut kommen keine Anastomosen vor (Schöbl 1873).

Bei den Chiropteren ergaben sich als Hauptmerkmale des Baues der Gefässwand im Bereiche der Anastomosen, die typisch in den Markraum der Endphalange eingebettet sind, die folgenden Punkte. Innerhalb der Ringmuskelschicht tritt Längsmusculatur in einzelnen dicken Bündeln, die zwischen sich kleine Strecken der Ringmusculatur frei lassen, auf; die elastische Intima der Arterie verschwindet mit dem Auftreten dieser Längsbündel, um

erst nach deren Aufhören als elastische Intima der Vene wieder zu erscheinen; die Anastomose ist immer von starken Venen oder von cavernösem Gewebe umgeben, welches wohl hauptsächlich die Volumschwankungen des die Anastomose bildenden Gefässstückes, je nach dessen Füllungszustande, zu compensieren hat. Diese Merkmale waren es, denen auch bei den Anastomosen anderer Thiere nachgeforscht werden sollte.

Material und Methode.

Mensch. 1. und 2. Zehe der linken Seite eines ca. 25jährigen Justificierten, injiciert mit Berlinerblau-Gelatine-Jodnatrium nach Tandler (1901), fixiert in 10 % käuflichem Formol, nach Injection des concentrierten Formoles mittelst Pravazspritze unter die Haut; Fingerbeere desselben Individuums, Fixierung Pikrin-Sublimat-Essigsäure; die einzelnen in gleicher Weise wie die Zehen injicierten und fixierten Finger einer (gesunden) männlichen Hand, die sammt dem Vorderarme wegen Caries des Ellbogens amputiert worden war; Fingerbeere einer justificierten weiblichen, ca. 30jährigen Person, in Alkohol fixiert (letztere von Herrn Prof. H. Rabl freundlichst überlassen). Sowohl durch das Nagelbett als auch die Zehen- und Fingerbeere und durch die Endphalange der grossen Zehe wurden auf längere Strecken Schnittserien angefertigt. Auf Grund einer solchen Schnittserie wurde auch ein Plattenmodell eines Gefässknäuels der Fingerbeere hergestellt.

Kaninchen. Mit Eiweiss-Tusche (nach eigenem Verfahren, 1900) injicierte vordere und hintere Extremitäten, von denen vier Endphalangen in Schnittserien nach verschiedenen Richtungen zerlegt wurden.

Weisse Ratte. 3. rechte Hinterzehe, injiciert mit Eiweiss-Tusche. (Schnittserie.)

Hausmaus. Linker Vorderfuss, injiciert mit Eiweiss-Tusche. (Schnittserie.)

Katze. Endphalange der 1. rechten Hinterzehe, injiciert mit Berlinerblau-Gelatine-Jodnatrium. (Serie.)

Hund. Endphalange der 3. rechten Vorderzehe und Zehenballen der Hinterpfote eines 6monatlichen Hundes, injiciert wie oben; 3. rechte Vorderzehe eines neugeborenen Hundes. (Serien.)

Reptilien. Schnittserien durch die Endphalangen von Zehen von Lacerta viridis, Varanus niloticus, Scincus officinalis, Alligator lucius (ein 30 cm und ein $1^1/_2$ m langes Exemplar der letzteren Species). Die drei letztgenannten Objecte waren mit Berlinerblau injiciert.

Bei den hier genannten Reptilien fehlen die Anastomosen, wie schon erwähnt, im Bereiche des Extremitätenendes. Die Endphalange besitzt bei manchen Formen einen ziemlich weiten Markraum mit relativ wenig Spongiosa; bei anderen (Alligator) ist dieses Verhalten umgekehrt. Das Mark besteht vorwiegend

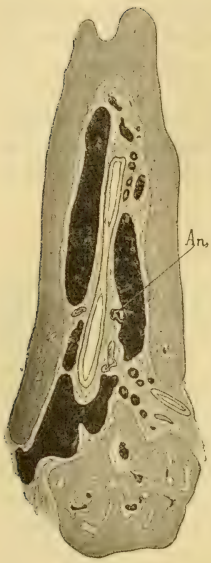
aus Fett, zum Theil auch aus specifischen Knochenmarkselementen und enthält ziemlich weite Venen. Nur schwache Arterien dringen in den Markraum ein und zerfallen relativ rasch in Kapillaren.

Unter den untersuchten Säugern zeigen die krallentragenden principiell übereinstimmende Verhältnisse; ihnen ist der Mensch gegenüberzustellen, bei dem sich die Anastomosen in manchen Puncten abweichend verhalten.

A. Krallentragende Säuger.

Kaninchen. Hoyer (1877) gibt eine treffliche Schilderung der Gefässverhältnisse im Markraum der Endphalange (pag. 622): „Die an den unteren seitlichen Flächen der Phalanx in die Markhöhle eindringenden Arterien- und Venenzweige begegnen einander in dem weiten hinteren (oberen) Ende des konischen Hohlraumes und vereinigen sich hier zu gemeinsamen Stämmen. Die Arterie verläuft in der Axe der Markmasse[1]), gibt zahlreiche seitliche Aeste ab und endigt schliesslich in der Matrix der Kralle, indem sie an dem freien Ende der Phalanx durch eine längliche Oeffnung aus dem Markraum wieder heraustritt. Die Vene löst sich gleich an der Basis der Markhöhle wieder in Aeste verschiedener Stärke auf, die in ihrem Verlauf gegen die Matrix wiederholt miteinander anastomosieren; dabei umspinnen diese Venenäste die in der Axe verlaufende Arterie allseitig, sodass letztere wie von einem röhrenförmigen Korbgeflechte eingeschlossen erscheint, dessen Aeste aus Venen verschiedenen Kalibers gebildet werden. Im hinteren breiteren (i. e. proximalen) Theile des Markraumes findet sich noch eine kleine Quantität wirklichen fettzellhaltigen Markgewebes . . ., nach Vorn zu wird der ganze Markraum von Gefässen allein ausgefüllt, welche nur vermittelst sehr zarten Bindegewebes an einander geheftet sind.“ Die weitere Angabe, dass in der Endphalange meist nur drei Anastomosen vorkommen, beruht allerdings auf einem Irrthume; auch sind die Venen nicht nur „aus einer einfachen zarten zahlreiche Kerne führenden Hülle gebildet“, sondern besitzen ein feines, aber ziemlich dichtes Netz elastischer Fasern und einzelne, allerdings keine geschlossene Lage bildende Muskelfasern.

[1]) Vergl. hierzu meine Textfigur 1.



Textfigur 1.

Längsschnitt parallel der Vola durch die Endphalange der rechten vorderen Mittelzehe des Kaninchens. Vergr. 20. Arterien doppelt. Anastomosen einfach (stark) contourirt, Venen schwarz. An. = die auf Tafel XI, Figur 1 dargestellte Anastomose.

Die Zahl der Anastomosen ist eine relativ grosse; in jeder Endphalange finden sich deren gegen vierzig. In dem Schnittbilde der Textfigur 1 sind ihrer sieben gleichzeitig getroffen. Mit Rücksicht auf diese grosse Zahl und die reiche Verzweigung von Arterien und Venen ist es auch nicht möglich, ein Gesammtbild des Gefässsystemes der Endphalange aus der Schnittserie zu construieren, wie dies z. B. seinerzeit für die Daumen-Endphalange von Cynonycteris ausgeführt wurde (1901, Textfigur 25).

Ausser den im Hohlraume der Phalange eingeschlossenen Anastomosen finden sich solche auch noch an den Gefässen, welche durch die Oeffnung an der Spitze der Phalange austreten; sie liegen hier zum Theile schon im Bereich der Nagelmatrix. Diese Stelle ihres Vorkommens leitet zu den Befunden von Anastomosen im Nagelbett über, wie sie bei Hufthieren und dem Menschen gemacht wurden.

Der feinere Bau der Anastomosen (Tafel XI, Fig. 1—3) entspricht im Wesentlichen dem bei Chiropteren; nur sind die Dimensionen viel kleiner. Innerhalb einer kleinen Arterie tritt zunächst eine Längsmuskelschichte (Lm.) auf, die sich zu einzelnen stärkeren Bündeln ordnet; zwischen diesen Längsbündeln reicht in der Regel die Intima an die Ringmusculatur heran (Fig. 3). Dann wird plötzlich unter Verschwinden der Längsschichte die Muskulatur viel schwächer, die typische Vene beginnt. Nach ganz kurzem (Fig. 2) oder etwas längerem (Fig. 1) Verlaufe ergiesst sich die Vene in eine der grossen Venen des Markraumes. Der Verlauf der Anastomosen ist in der Regel kein gestreckter, sondern gewunden; reine Querschnitte (Fig. 3)

sind daher selten zu sehen. Ueber die musculäre Natur der hier beschriebenen Schichten kann nach wiederholten Färbungen nach Van Gieson kein Zweifel bestehen.

Nach der hier gegebenen Beschreibung fehlt also die von Hoyer mehrfach betonte trichterförmige Erweiterung der anastomotischen Gefässäste; seine Annahme erklärt sich wohl aus der Dickenzunahme des Gefässes, die selbst wieder eine Folge des Auftretens der Längsmuskelschicht ist. Auch die Angabe, dass die Arterie ihre histologischen Charaktere bis zur Einmündung in die Vene behalte, ist nicht aufrecht zu erhalten: die Anastomose ist ein durch ihren Bau wohl characterisierter Gefässabschnitt, der im übrigen Gefässsystem kein Analogon hat.

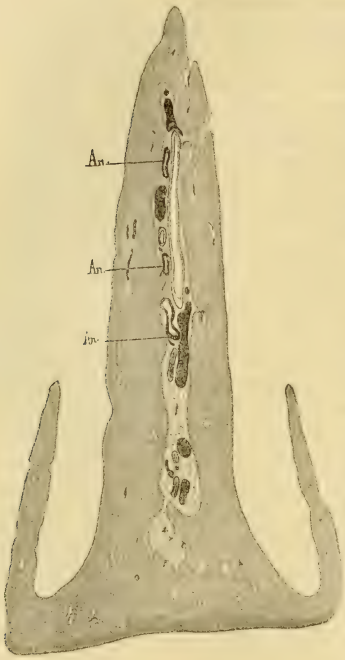
Die Färbung mit Weigert's Resorcin-Fuchsin ergibt, dass auch beim Kaninchen, wie bei den Chiropteren, im Bereiche der Anastomosen die elastischen Elemente der Gefässwand fehlen.

Der lichte Durchmesser der Anastomosen (durch Injectionsmasse nur mässig ausgedehnt) beträgt nach meinen Messungen, wenn man die Recessus zwischen den Längswülsten dazu rechnet, etwa 40—50 μ, zwischen den Kuppen der Wülste etwa 10—15 μ, während Hoyer hierfür 0,013 bis 0,036 mm angibt; der äussere Durchmesser etwa 60—90 μ (nach Hoyer 0,027—0,054 mm).

Weisse Ratte. Der Bau der Endphalange entspricht in allen Punkten, mit Ausnahme der viel kleineren Dimensionen, dem beim Kaninchen. Die Zahl der Anastomosen beträgt nur 5—6 in jeder Endphalange. Die Musculatur derselben verhält sich wie beim Kaninchen, elastische Elemente fehlen in ihrem Bereiche (Orceïnfärbung).

Hausmaus. Entsprechend der viel geringeren Körpergrösse ist der Bau der Endphalangen wesentlich vereinfacht. Der Knochen bildet nur eine Schale um einen Hohlraum, in welchen von einer Seite eine Digitalarterie eintritt, welche schlingenförmig (ähnlich wie bei Vespertilioniden) dorsal-, dann proximalwärts umbiegt, wobei sie die typische Structur der Anastomose annimmt, und dann in die Vene übergeht, welche den Knochen entweder auf derselben Seite wie die Arterie, proximal von ihr, oder auf der entgegengesetzten verlässt. Fettmark fehlt in der Endphalange, die Vene füllt den grössten Theil des Markraumes aus. Auch hier verlässt ein feines Aestchen der Arterie die

Phalange durch eine Oeffnung an der Spitze. Der äussere Durchmesser der Anastomose beträgt bei ziemlich guter Füllung (im Daumen) etwa 60 μ, das Lumen etwa 10 μ.



Textfigur 2.

Längsschnitt parallel der Planta durch die Endphalange der ersten rechten Hinterzehe der Katze. Arterien doppelt, Anastomosen (An.) einfach (stark) contourirt, Venen schwarz.

Katze. Hier ist die Endphalange natürlich bedeutend grösser als bei den bisher besprochenen Thieren. Auch hier kann man einen basalen, verbreiterten Antheil der Endphalange, welcher auch die nahezu ringförmige Knochenscheide trägt (Giebel 1874, pag. 567), die bei Feliden als Krallenstütze dient, und einen distalen, platt gedrückten, in eine Spitze auslaufenden Theil unterscheiden. (Textfig. 2.) In dem ersteren findet sich spongiöse Knochensubstanz mit Fettmark; an der Grenze zwischen beiden Theilen liegt ein grösserer Markraum, der der Hauptsache nach gleichfalls Fett enthält. In diesen Markraum dringen zunächst die Gefässe der Phalange ein. Schon hier finden sich, in der Nähe der grossen Venen, einzelne Anastomosen. Der Markraum setzt sich dann in Form einer Spalte in den distalen Theil der Phalange fort; seine Wände bestehen aus ziemlich dickem, nahezu compactem Knochen. Der spaltförmige Theil des Markraumes ist von Gefässen fast ganz ausgefüllt; hier finden sich auch zahlreiche Anastomosen. (In Textfigur 2 sind deren drei zu sehen.) Zwischen den Gefässen liegt hier nicht Fett, sondern, wie beim Kaninchen, nur lockeres Bindegewebe. Kleine Gefässe dringen aus dem Markraume durch

Knochencanälchen in die Matrix der Kralle; an ihnen kommen hier keine Anastomosen vor. Ueberhaupt sind bei der Katze die Anastomosen sehr geschützt gelagert, wohl mit Rücksicht auf die starke Beanspruchung der Endphalange beim Krallengebrauch.

Die Anastomosen zeigen ungefähr dieselben Masse wie beim Kaninchen (äussere Durchmesser 60—70 μ, innere 10—40 μ); ihr Bau entspricht dem beim Kaninchen vollständig.

Hund. Beim Hunde stimmt der Befund fast vollständig mit dem bei der Katze überein, nur scheint die Zahl der Anastomosen etwas geringer zu sein, was vielleicht damit zusammenhängt, dass das untersuchte Individuum noch ein sehr junges (6 Monate altes) war. Es war hier auch der proximale Theil der Endphalange noch grösstentheils knorpelig.

Dass die Anastomosen sich erst im Laufe des extrauterinen Lebens allmählich entwickeln, beweist der Befund am neugeborenen Hunde[1]). Hier ist von ihnen noch nichts zu sehen: in dem noch sehr kleinen Markraum der Phalange zerfallen die Arterien schliesslich in Kapillaren. Offenbar erfolgt die Ausbildung der Anastomosen auf Grundlage weiterer solcher Kapillaren, ähnlich wie bei den Chiropteren; hier ist aber die Anastomose beim Neugeborenen schon vorhanden — ein Unterschied, der sich aus der erhöhten Bedeutung der Anastomosen für die Chiropteren erklären dürfte.

Im Zehenballen konnten beim Hunde Anastomosen nicht gefunden werden.

B. Mensch.

Beim Menschen liessen sich Anastomosen in grosser Zahl sowohl im Nagelbette als in der Zehen- und Fingerbeere nachweisen. Sie sind untereinander in manchen Punkten je nach der Oertlichkeit verschieden, worauf schon Hoyer (und auch Bourceret) hingewiesen hat. Dagegen gelang es nicht, in der menschlichen Endphalange ähnliche Bildungen nachzuweisen; der genannte Knochen hat hier den typischen Bau eines kurzen Knochens mit reichlicher Spongiosa, in deren Lücken nur Fettmark mit spärlichen Gefässen zu finden ist. Im Perioste der Endphalange kommen einzelne Anastomosenknäuel vor.

[1]) Es ist dies zugleich ein Beweis für die Richtigkeit der Vermuthung Spalteholz's (1893), dass postembryonale Veränderungen im Gefässsystem möglich sind.

1. Nagelbett. Sucquet hat drei bogenförmige Anastomosen der beiderseitigen Digitalarterien untereinander im Bereiche der Endphalange beschrieben, von welchen eine, die ventral gelegene, der in den Lehrbüchern beschriebenen entspricht; von den zwei dorsal gelegenen verläuft die eine etwas proximal vom Nagelbett, die zweite im Bereiche des Nagelbettes selbst. Von diesen drei Gefässbogen sollen dann kleine Arterien abgehen (auf der Dorsalseite in den Bereich der Lunula des Nagels), welche in kleine Venen sich fortsetzen. Hoyer beschreibt je einen Bogen an der Nagelbasis und an der Fingerspitze; von dem ersten Bogen ziehen die Zweige nach vorne, vom zweiten nach hinten, theils ins Nagelbett, theils in die Pulpa.

Diese zwei Gefässbogen sehe ich an meinen Präparaten thatsächlich ziemlich typisch. Von dem Bogen an der Nagelbasis (im Bereiche der Lunula) entspringen vorwärts und rückwärts verlaufende, von dem distalen Bogen rückverlaufende, etwas stärkere Aeste, die sich in schräg oder auch ganz quer gerichtete arterielle Zweige von etwa 60—100 μ Durchmesser auflösen. Von einem solchen Zweige gehen mehrere arterio-venöse Anastomosen ab, die also nicht nur im Bereiche der Lunula, sondern des ganzen Nagelbettes vorkommen.

In diesen kleinen Arterien, deren eine in Fig. 4 auf Tafel XI abgebildet ist (Durchmesser 75×45 μ), findet sich vielfach innerhalb der Ringmuskulatur eine Längsmuskelschicht, die der Intima angehört und zahlreiche elastische Blätter zwischen sich schliesst; sie nähern sich dadurch in ihrem Baue ungemein den von v. Ebner (1900) beschriebenen Arterien der Schwellkörper des männlichen Genitale. Diese Längsmusculatur ist aber nicht an allen Arterien oder wenigstens nicht im ganzen Verlaufe derselben ausgebildet. Sie gehört noch nicht dem System der Anastomosen an, da diese nicht nur an Stellen entspringen, an welchen die genannte Musculatur entwickelt ist, sondern auch an solchen mit typischem Baue der Wandung (vergl. Tafel XII Fig. 7 u. 8).

Aehnliche Bilder erhält man auch manchmal von den etwas stärkeren Venen, welche Abflussbahnen von Anastomosen darstellen, wenn auch nicht im Nagelbett (über die Venen dieser Region s. später), sondern in der Fingerbeere. In Fig. 5 und 6 auf Tafel XI sind zwei Schnitte durch eine Vene der Fingerbeere

(aus derselben Serie wie die Anastomosenbilder Fig. 13 und 14 auf Tafel XII) nach Färbung mit Orceïn resp. nach Van Gieson abgebildet. Die erstere Figur zeigt grosse polsterartige Vorsprünge der Wand gegen das Lumen, die der Tunica intima angehören, da sie innerhalb der elastischen Innenhaut der Vene gelegen sind; sie selbst sind sehr reich an elastischen, concentrisch angeordneten Lamellen. Zwischen den einzelnen Vorsprüngen bleiben Strecken der Venenwand frei, in deren Bereich das Endothel der elastischen Innenhaut direkt anliegt. Fig. 6 zeigt, dass in diesen Vorsprüngen, die als Längswülste aufzufassen sind, reichlich quergetroffene, also längsverlaufende glatte Muskelfasern vorkommen.

Bei einer im Frühjahre 1901 in der Morphologisch-physiologischen Gesellschaft in Wien abgehaltenen Demonstration hat Zuckerkandl eine Reihe von histologischen Präparaten über das Gefässsystem des Genitaltractes des Menschen demonstriert und auf das mehrfache Vorkommen von Gefässbildern, die den von v. Ebner und den hier beschriebenen ähnlich sind, sowohl im arteriellen wie im venösen Systeme, hingewiesen. Längswülste, welche der Intima angehören und aus elastischen Blättern und Längsmusculatur bestehen, kommen danach auch in den Aa. und Vv. prostaticae und in der V. dorsalis penis profunda vor, nicht aber in den oberflächlich, unter der Haut, gelegenen dorsalen Venen des Penis. Auch von den lacunären Venen des Schwellgewebes der Nasenschleimhaut sagt Zuckerkandl (1884): „In einzelnen Fällen, in welchen stellenweise die Wände der Lacunen stark contrahiert waren und zapfenartig gegen den Hohlraum vorsprangen, sah ich Querschnitte der Muskelbalken, ähnlich wie sie J. Henle in seiner Eingeweidelehre (Fig. 315) für die Harnröhre abbilden liess.“

Das Auftreten von Längswülsten der Intima, aus Musculatur und elastischem Gewebe bestehend, scheint demnach also ein ziemlich regelmässiges Vorkommen an allen Gefässen zu sein, die sehr grossen Kaliberschwankungen, je nach ihrer Inanspruchnahme, ausgesetzt sind. (Vergl. auch die älteren Befunde, zusammengestellt von v. Ebner 1900, an der Nabelarterie [Strawinski 1874], sowie an der A. axillaris und poplitea [Kölliker], deren Kaliberschwankungen mit denen der Anastomosen zusammenhängen mögen.)

Die Anastomosen selbst sind im Nagelbett in den von mir untersuchten Fällen (im Gegensatze zu Hoyers Befunden, der an den Uebergangsgefässen einen sehr stark geschlängelten Verlauf sah) nahezu gerade verlaufende oder nur wenig geschlängelte, ziemlich dickwandige Gefässstücke; die Dimensionen entsprechen immer ungefähr dem in der Fig. 7 und 8 auf Tafel XII abgebildeten Gefässe[1]), dessen Länge 225 μ beträgt, während der lichte Durchmesser (bei mässig starker Füllung durch Injectionsmasse) hier 18 μ ausmacht und bis ca. 22 μ steigen kann. Der feinere Bau der Wandung soll später zusammen mit dem der Anastomosen der Fingerbeere erörtert werden. Das Bindegewebe um die Anastomosen zeigt deutlichen lamellären Bau, ein Umstand, auf den mich gelegentlich Herr Professor J. Schaffer aufmerksam machte.

Die Anastomosen ergiessen sich dann in kleine Venen des Nagelbettes, über deren Bau ich nichts Neues zu sagen habe. Sie bilden nach Hoyer „ein dichtes Netz verhältnissmässig weiter Canäle, welche einen geschlängelten Verlauf zeigen, mit sehr einfachen, nur aus einer Endothelschicht und dünner Adventitia bestehenden Wandungen versehen sind und sich ganz so ausnehmen, als ob es einfach in dem festen Gewebe ausgegrabene Canäle wären, deren Lumen selbst ohne Injection stets offen erhalten wird." Eine Elastica kommt nach Rabl (1901) nur den grössten Venen zu.

2. Fingerbeere. An der Volarseite der Endphalangen der Finger und Zehen kommen die Anastomosen in der Regel in Gefässknäueln vor, wie dies auch Hoyer angibt. Er sagt hierüber weiter: „Die . . . anastomotischen Gefässknäuel liegen . . . ein wenig tiefer als jene arteriellen und venösen (i. e. die subpapillären) Netze, aber oberflächlicher als die Knäuel der Schweissdrüsen . . Einzelne stark entwickelte grössere Knäuel kommen auch zwischen den grösseren Arterien- und Venenstämmchen unterhalb der Drüsenknäuel und dicht unterhalb der freien Enden der letzten Phalangen[2]) vor." Die weitere Schilderung der Knäuel enthält einzelne kleine Ungenauigkeiten.

[1]) Abgebildet sind zwei aufeinander folgende Schnitte einer Serie.

[2]) Sie dringen sogar in das Periost ein. (Eigene Beobachtung.)

Die typische Lage eines Knäuels zwischen Papillarschicht und Schweissdrüsen wird in Figur 9, Tafel XI wiedergegeben. Das subpapilläre Venennetz, in welches seine Venen einmünden, ist an dem gezeichneten Schnitte nicht unmittelbar zu erkennen; ein entsprechend gelagertes Arteriennetz konnte ich nicht nachweisen. Die Knäuel sind stets in grosser Zahl, in Abständen von 1—2 mm und darunter, zu finden und ausser an ihrem Gefässreichthum auch daran sofort zu erkennen, dass das Bindegewebe zwischen den Gefässen und an der Knäuelperipherie viel zellreicher (dem lamellären nahestehend) ist als in der übrigen Cutis. In einem solchen Knäuel sind eine oder mehrere Anastomosen vorhanden.

Zur vollständigen Klarlegung der Verhältnisse wurde ein Plattenmodell des Knäuels, welchem auch der Schnitt der Figur 9 entstammt, angefertigt; dasselbe ist in Fig. 10 und 11 der Tafel XI, einmal in der Ansicht von der Epidermisseite, das zweitemal von der entgegengesetzten, also unteren Seite aus dargestellt.

Die Arterien der Knäuel stammen aus grösseren, parallel der Hautoberfläche im subcutanen Bindegewebe verlaufenden, untereinander anastomosierenden Aesten (im Modell nicht dargestellt) und steigen senkrecht gegen die Oberfläche bis in die Knäuelschichte empor (A. A., aufsteigende Arterie der Fig. 10 auf Tafel XI). Hier angelangt, theilt sich das im Modell wiedergegebene Gefäss in zwei Aeste, deren schwächerer, mit A_1 bezeichnet, sich alsbald wieder theilt und in Gefässknäuel einer etwas tieferen Schichte, die nicht weiter dargestellt wurden, eintritt, während der zweite, rechtwinklig umbiegend, die Richtung parallel zur Hautoberfläche und ihren Leisten annimmt. (Das letztere Verhalten ist nicht constant.) Er gibt zunächst eine ziemlich gestreckt verlaufende, also nicht in einen Knäuel einbezogene, ungetheilte Anastomose ab und gelangt dann in den dargestellten, relativ grossen Gefässknäuel. Innerhalb desselben gibt er zunächst einen, dann einen zweiten stärkeren Ast ab, die drei, resp. zwei Zweige an den Papillarkörper (A. P.) und je eine Anastomose entsenden, und endigt schliesslich selbst als Arterie des Papillarkörpers (A. P_1). Von den Anastomosen des Knäuels theilt sich die eine sehr rasch in drei, die andere in zwei Schenkel. Diese sind im Raume ziemlich compliciert S förmig

gewunden und gehen in Venen über, welche zum Theil die Oberfläche des Knäuels nahezu netzförmig umspinnen (ein Stück dieses Netzes ist aus dem Modelle herausgenommen worden, um die Anastomosen freizulegen), zum Theile an das schon von Bourceret gebrauchte Bild der Dünndarmschlingen erinnern; sie münden schliesslich in das subpapilläre Venennetz (Sp. V.) und durch dieses in das tiefere Venennetz (T. V.). (Die Spalteholz'schen Venennetze [1893] sind in der Fingerbeere nicht typisch entwickelt.)

Die hier beschriebene Theilung der durch den Bau ihrer Wandung als Anastomosen charakterisierten Gefässstrecken ist, wie es scheint, nur in der menschlichen Fingerbeere (und Zehenbeere) zu finden; bei Thieren und im menschlichen Nagelbett wurde sie nicht beobachtet.

Die Anastomosen sind ungemein dickwandig, viel mehr als die zuführenden Arterien. Wenn auch die Wandstärke jedenfalls mit dem Füllungsgrade sehr enge zusammenhängt (und dieser lässt sich am Präparate natürlich nicht sicher feststellen), so lässt sich doch sagen, dass die Wand mindestens doppelt bis dreimal so stark ist als die gleich weiter kleiner Arterien (vergl. Fig. 9 und 12 der Tafeln). Der lichte Durchmesser der Anastomosen beträgt etwa 10—30 μ (nach Hoyer 0.022 mm), die Wandstärke 40—60 μ, sodass der äussere Durchmesser bis 150 μ steigen kann; die Länge etwa 250—500 μ.

3. Feinerer Bau der Anastomosen. An den Anastomosen ist vor allem die soeben erwähnte bedeutende Dicke der Wandung und deren grosser Kernreichthum auffallend. Dieser betrifft in der Fingerbeere hauptsächlich die peripheren Schichten. Er ist es in erster Linie, der das rasche Auffinden der Anastomosen im Schnitte ermöglicht; die periphere Häufung der Kerne ist aber auch, zusammen mit der eigenthümlichen Anordnung der Musculatur die Ursache, dass die Anastomosen der Fingerbeere im contrahierten Zustande (also wenn nicht injiciert) am Querschnitte bei schwachen Vergrösserungen den Schweissdrüsen bis zu einem gewissen Grade ähnlich sehen können.

Die Anordnung der Schichten ist keine so regelmässige wie bei den Anastomosen der Thiere und bleibt auch nicht in der ganzen Länge der Anastomose dieselbe. Im Allgemeinen tritt in der Fingerbeere am Abgange von der Arterie unter dem Endothel eine mächtige Längsmuskelschicht auf (Tafel XII, Fig.

12 und 13), die nur wenige und mit geringer Intensität färbbare Kerne besitzt. Sie bildet einzelne Bündel oder umgibt, wenn auch in ungleicher Dicke, das ganze Lumen (Fig. 15). Nach aussen von der Längsmusculatur folgt in typischen Fällen (Fig. 12), wie schon erwähnt, eine Gewebsschichte (Kz. S.) mit sehr dicht stehenden, intensiv färbbaren Kernen; an diese schliesst sich, wie bei günstiger Schnittrichtung zu erkennen ist, Ringmusculatur von geringer Stärke an. In Fig. 12 wird dieselbe dadurch deutlich, dass die abwärts gekrümmte Anastomose schief abgeschnitten ist, wobei der Schnitt am Abgange von der Arterie gerade den grössten Durchmesser der Anastomose trifft, weiter distalwärts aber die Wandung sehr schräg durchsetzt. Dadurch gelangt nebeneinander ein reiner Längsschnitt und ein Tangentialschnitt der Wand zur Ansicht, und auf dem letzteren wird die höchstens zwei Zelllagen starke Ringmusculatur deutlich. (Der Schnitt stammt aus dem zur Modellierung gelangten Gefässknäuel; dadurch konnte das Verhalten der Schnittrichtung zum Verlaufe des Gefässes mit voller Sicherheit festgestellt werden.)

Die genannte Schicht mit den stark färbbaren Kernen, die ich die kleinzellige Schicht nennen möchte, gibt, nach Van Gieson gefärbt, nicht genau die typische, strohgelbe Farbe der daneben liegenden Arterienwand, sondern eine etwas ins Braune spielende, der Färbung des Protoplasmas der Schweissdrüsen ähnlich. Nur schwer sind Zellgrenzen deutlich zu machen, am ehesten noch nach Unna's Methode für glatte Muskeln mit polychromem Methylenblau und rothem Blutlaugensatz. An den Präparaten nach Van Gieson sieht man auch an nur 7 μ dicken Schnitten nur hie und da ein rothes Fäserchen zwischen den Zellen.

Die Zellen dieser Schichte sind länglich, glatten Muskelzellen ähnlich, aber nach allen Dimensionen kleiner und namentlich viel kürzer; Fibrillen konnte ich nicht erkennen. Ihre Kerne sind längsoval, aber nicht stäbchenförmig, und sehr chromatinreich. Der Verlauf der Zellen in der Gefässwand ist annähernd quer oder schräg; sie sind aber ziemlich regellos verflochten. Im Ganzen genommen, scheint hier glatte Muskulatur vorzuliegen, die sich aber doch in manchen Punkten von der typischen Musculatur unterscheidet (nach der Färbbarkeit, Form und Grösse der Elemente). Vielleicht ist sie als eigenartig differenzierte Form derselben aufzufassen.

Die kleinzellige Schicht ist aber als ein besonderer Bestandtheil der Gefässwand zu betrachten. Herr Hofrath V. v. Ebner hatte nun die grosse Liebenswürdigkeit, mich auf zwei Literaturangaben aufmerksam zu machen, die gleichfalls das Vorkommen ungewöhnlicher Elemente in Gefässwandungen betreffen; damit soll noch nicht gesagt sein, dass diese Elemente mit der hier beschriebenen Schicht verwandt seien. Die eine Angabe ist eine Notiz Köllikers in seinem Handbuch der Gewebelehre: „In den Wänden der Ciliararterien fand H. Müller nicht selten knorpelzellenartige Bildungen"; die Originalabhandlung steht mir leider nicht zur Verfügung. Der zweite Befund rührt von Laguesse (1892) her und betrifft eigenthümliche Wülste an den Abgangstellen von Seitenästen im ganzen Arteriensysteme bei Knochenfischen aus den Gattungen Labrus und Crenilabrus; sie gehören der Intima an und bestehen aus blasigen Zellen, welche denen im Knorpel der Achillessehne des Frosches ähnlich sind. Auch an die Ansichten, welche Weidenreich (1901) über die Natur der Schweigger-Seidel'schen Capillarhülsen in der Milz geäussert hat, wäre vielleicht zu erinnern.

Die vorhin beschriebene Schichtenfolge findet sich aber typisch nur am Anfange der Anastomosen; weiterhin scheint namentlich die Längsmusculatur auf grossen Strecken fehlen zu können (Fig. 13). Auch die kleinzellige Schicht schwankt sehr in ihrer Ausbildung; streckenweise (bei Rm. in Fig. 13) besteht die Wand fast nur aus Ringmusculatur. (Bei End. in Fig. 13 ist die Wand oberhalb der Axe des Gefässes getroffen, da bereits das — an dieser Stelle offenbar gegen das Lumen vorragende — Endothel der oberen Wand mit abgeschnitten ist; dadurch kommt der quere Faserverlauf in der Gefässwand als Streifung senkrecht zum Lumen zum Ausdruck.) In Fig. 15 ist ein Schnitt dargestellt, in dessen Bereich Ring- und Längsmusculatur vorhanden sind, die kleinzellige Schicht aber nicht zu erkennen ist. Ja diese scheint überhaupt individuell zu variieren; von drei untersuchten Individuen war sie bei zweien (der amputierten Hand eines Mannes und der justificierten Frau) wohl entwickelt, bei dem männlichen Justificierten nicht deutlich nachzuweisen.

Dagegen bestand bei demselben Individuum die Wand der Anastomosen im Nagelbett der grossen Zehe (ebenso wie im Nagelbett der Finger des erstgenannten Individuums) fast aus-

schliesslich aus diesem Gewebe, dessen wenig regelmässige Anordnung in den Figuren 7 und 8 der Tafel XII zum Ausdruck gelangt. Hier konnten typische Ring- oder Längsmuskelfasern nicht sicher nachgewiesen werden.

Auch das Verhalten der elastischen Membranen ist beim Menschen von dem bei Thieren etwas abweichend. Die elastische Intima verschwindet allerdings, um erst an den Venen (und auch da nicht immer sofort) wieder aufzutreten; doch finden sich wenigstens streckenweise mitten in der Wandung oder nahe deren Aussenfläche einzelne elastische Fasern (oder Blätter), die ziemlich regellos verlaufen. Nur im Nagelbett fehlen sie vielleicht vollständig.

Im Innern sind die Anastomosen selbstverständlich von typischem Endothel ausgekleidet.

C. Uebersicht.

Auf Grund vorstehender Ergebnisse erfordern die Thiere und der Mensch eine gesonderte Besprechung. Die seinerzeit für die Chiropteren festgestellten Hauptmerkmale der Anastomosen finden sich bei den anderen krallentragenden Thieren wieder: die Längsmuskelbündel innerhalb der Ringmusculatur, das Fehlen der elastischen Intima und, wenn auch weniger deutlich als bei Chiropteren, das stete Vorkommen von grossen Venen oder venösen, ja selbst cavernösen Plexus in der Nähe der Anastomosen. Freilich hängt gerade die geringere Entwickelung dieser Plexusbildung damit zusammen, dass bei keinem anderen Thiere die relative Stärke und Bedeutung der Anastomosen eine so grosse ist, wie bei den Chiropteren, bei welchen (wenigstens bei den Mikrochiropteren) die Endphalange gänzlich von einer einzigen, viel grösseren Anastomose in Anspruch genommen wird. (Die ziffermässigen Angaben darüber siehe später.) Bei den Chiropteren wurde seinerzeit die Bedeutung dieses cavernösen Gewebes darin gesucht, dass es innerhalb des starrwandigen Markraumes der Endphalange die Volumschwankungen der Anastomose, entsprechend deren wechselndem Contractionszustand, durch verschiedenen Füllungsgrad auszugleichen hat. Bei den anderen Thieren (mit Ausnahme etwa sehr kleiner, wie die Maus) spielt der Contractionszustand der Anastomosen keine grosse Rolle, da ihre Grösse im Verhältniss zur ganzen Phalange eine

sehr geringe ist. Dies erklärt auch, warum in der Regel schon die Nähe grösserer Venen zum Ausgleich der Volumdifferenzen genügt.

Die Herstellung des Verschlusses innerhalb der Anastomose ist einfach zu erklären. Längs- und Ringmusculatur wirken hier in gleichem Sinne gefässverengend, wie dies schon seinerzeit von Strawinski 1874 für die Umbilicalarterie, in der er zuerst Längsmuskulatur beobachtet hatte, und von v. Ebner (1900; vergleiche bei diesem auch die frühere Literatur über Längsmusculatur in den Arterien) für die Arterien der Schwellkörper des männlichen Genitale angegeben wurde. Die Längsmusculatur muss einerseits dadurch, dass sie sich bei der Contraction verdickt, gegen das Lumen des Gefässes stärker vorspringen und so den gänzlichen Verschluss durch die Ringmusculatur erleichtern, andrerseits muss sie die zu- und abführenden Gefässstücke durch Verkürzung des Anastomosenstückes dehnen und dadurch auch das Lumen dieses Gefässabschnittes verengen.

Eine dilatatorische Wirkung auf die Anastomose (wie sie z. B. für die Längsmuskelschicht des Darmes angenommen wird) könnte man der Längsmusculatur hier auch für den Fall nicht zuschreiben, als man ihre isolierte Contraction für möglich hielte; denn wiederholt wurde darauf hingewiesen, dass die Längsmuskelfasern in der Regel zu Bündeln angeordnet sind, die nicht aneinander stossen, sondern kurze Strecken der Ringmusculatur zwischen sich freilassen; im Falle der Contraction der Längsbündel werden eben auch diese Zwischenräume von den sich verdickenden Bündeln in Anspruch genommen.

Auch das gänzliche Fehlen elastischer Elemente ist für die besprochene Gruppe der Anastomosen charakteristisch. Es erklärt sich gleichfalls offenbar aus den besonders grossen Kaliberschwankungen, welche die Gefässe durchzumachen haben.

Im Allgemeinen ist die Aehnlichkeit der Anastomosen der Thiere mit der von v. Ebner (1900) gegebenen Beschreibung der Aa. helicinae in allen Hauptpunkten unverkennbar; diese liegen „in Form von vielfach gewundenen knäuel- oder büschelartigen Arterien von 0,06—0,08 mm Durchmesser in den cavernösen Bluträumen . . . , entbehren des elastischen Gewebes fast vollständig und haben insbesondere keine zusammenhängende elastische Innenhaut. Dagegen besitzen die Rankenarterien eine

kräftige Ringmuskelhaut und zahlreiche, als wulstartige Verdickungen in die Lichtung vorspringende Gruppen von Längsmuskeln."

Beim Menschen finden wir die Venen in der Umgebung der Anastomosen wenigstens in der Fingerbeere, in den Gefässknäueln, wieder, die Venen umspinnen den Knäuel fast netzartig. Weniger ausgesprochen ist dies im Bereiche des Nagelbettes, doch bei dem mehr gestreckten Verlaufe und der geringen Länge der Anastomosen, sowie der leichten Verschiebbarkeit des lamellären Bindewebes auch kaum nothwendig. Weitere Eigenthümlichkeiten der menschlichen Anastomosen sind die kleinzellige Schicht, die grössere Unregelmässigkeit in der Anordnung der Elemente und das stellenweise Vorkommen elastischen Gewebes in der Gefässwandung sowie, in der Fingerbeere, die mehrfache Theilung einer Anastomose.

Der Verschluss der Anastomosen ist wohl ähnlich wie beim Thier zu denken, obwohl die Verhältnisse nicht so typisch sind: auch hier werden Längs-, Ring- und unregelmässig angeordnete Fasern zusammenwirken. Auch die „kleinzellige Schicht" wirkt vielleicht als Sphincter. Betreffs der Längsmusculatur wäre beim Menschen übrigens — mit Rücksicht auf ihre gelegentlich vorkommende Anordnung rings um das ganze Lumen — vielleicht auch an eine facultative dilatatorische Wirkung bei isolierter Contraction zu denken; allerdings erscheint dieselbe unwahrscheinlich.

Schwierig ist es, sich von der Function der Anastomosen, von ihrer Bedeutung im Leben des thierischen Organismus, eine klare Vorstellung zu machen. Schon Sucquet hat an ihr Vorkommen verschiedene interessante, zum Theil auch etwas phantastische Erwägungen geknüpft. Er hat auf den so häufigen und leichten Wechsel des Füllungszustandes der Hautvenen der Extremitäten, der Abflussbahnen der Anastomosen, auf die Unabhängigkeit dieses Füllungszustandes von dem der tiefen Venen, auf das zeitweilige Pulsieren der Hautvenen und das hie und da beobachtete Pulsieren des Blutstromes bei Venaesectio hingewiesen und fasst die Anastomosen als Ableitungsvorrichtungen für einen Blutüberschuss oder einen zu hohen Druck im arteriellen System auf; daher seine Bezeichnung „circulation dérivative" für den Strom durch die präcapillaren Uebergänge. Wenn er aber

annimmt, dass diese Art der Circulation mit zunehmendem Alter immer mehr die Oberhand gewinne, dass sie im Winter schwächer sei als im Sommer, bei Südländern stärker als bei Nordländern, und ihr einen Einfluss auf die Temperamente zuschreibt, so können wir ihm heutzutage nicht mehr folgen. Schon Hoyer hat sich gegen die allzu grosse Werthschätzung dieser „circulation dérivative" ausgesprochen, aber, und gewiss mit Recht, anerkannt, dass sie diesen Namen als Reguliervorrichtung im Kreislaufe bis zu einem gewissen Grade verdient. Er macht auch darauf aufmerksam, „dass die Anastomosen ausschliesslich nur an Endgebilden des Körpers vorkommen, welche gleichzeitig auch vom Rumpfe mehr oder weniger abstehen . . . Es scheint dieses Verhalten darauf hinzudeuten, dass jene Einrichtungen auch eine nicht unwesentliche Rolle spielen bei der Wärmeregulierung in nach Aussen vorgeschobenen Körpertheilen, welche keine umfangreichen parenchymatösen wärmebildenden Organe zur Unterlage haben." Endlich erwähnt er ihre Bedeutung bei experimenteller Prüfung der Gefässinnervation und Wärmevertheilung an den Extremitäten und den Einfluss, welchen um die Extremitäten bei Vivisectionen gelegte Ligaturen auf den Kreislauf haben müssen.

Zu ähnlichen Schlüssen kommt Bourceret, der das Hauptgewicht auf die Wärmeregulierung legt und daher den Ausdruck „circulation dérivative" durch „circulation locale" ersetzt wissen will.

Dass aber auch noch eine andere Auffassung möglich ist, beweist ein von Herrn Professor Gustav Gärtner gelegentlich einer Discussion meiner Befunde hervorgehobenes Moment. Danach würde unter Umständen gerade durch die Oeffnung der Anastomosen die Temperatur z. B. der Fingerbeere herabgesetzt werden können, da hierdurch das Capillargebiet sicherlich aus dem Kreislaufe ausgeschaltet wird, die Wärmeabgabe aus demselben aber mit Rücksicht auf seine grosse Oberfläche jedenfalls eine ausgiebigere ist wie auf der kurzen Bahn der Anastomosen. Jedenfalls spricht für deren Beziehung zur Wärmeregulierung der Umstand, dass sie bei Reptilien fehlen.

Für die Chiropteren wurde von mir 1901 eine Deutung der Anastomosen versucht, welche sie in dieser Thierklasse in directe Beziehung zur Entwicklung der Flughaut bringt. Diese

Deutung ist vor allem dadurch gerechtfertigt, weil bei keiner anderen bisher untersuchten Thierklasse [1]) die Anastomosen auch nur annähernd eine ähnliche Entwickelung erreichen. Dies beweisen die Kaliberverhältnisse auf folgender Tabelle.

	Aeusserer Durchmesser	Innerer Durchmesser
Kaninchen	60—90 μ	10—50 μ
Ratte	do. bis 100 μ	20—50 μ
Maus, Daumen	60 μ	10 μ
Katze	60—70 μ	10—40 μ
Mensch, Nagelbett	55—65 μ	18—22 μ
„ Fingerbeere	90—150 μ	10—30 μ
Rhinolophus hipposideros, 1. Hinterzehe	90 μ	60 μ
Rhinolophus hipposideros, Daumen	120 μ	40—50 μ (contrahirt)
Rhinolophus ferrum equinum, Daumen	280 μ	150 μ
Vesperugo noctula, Daumen	130 μ (contrahirt)	bei spaltförmigem Lumen; das der zuführenden Arterie 150 μ

Vergleichen wir beispielsweise die Maus mit dem etwa gleichgrossen Rhinolophus ferrum equinum, so finden wir als lichte Durchmesser der Anastomosen im Daumen 10 und 150 μ; selbst wenn wir dem vielleicht verschiedenen Füllungsgrade der beiden einen grossen Einfluss zuschreiben, so bleibt der Unterschied noch immer ein enormer. Nun ist aber bei kapillaren Röhren die Ausflussmenge proportional der 4. Potenz des Durchmessers, gleichen Druck vorausgesetzt; dadurch steigt der Unterschied der Leistungsfähigkeit der beiden Anastomosen gleich ins Ungeheuerliche [2]). An ihm wird wenig geändert durch den Umstand, dass die Maus in allen Zehen je eine, also 18 Anastomosen, Rhinolophus deren aber nur 12 besitzt. Selbst mit den grössten

[1]) Interessant wäre diesbezüglich die Untersuchung anderer Säuger mit rudimentären Flughäuten, wie Galeopithecus, Pteromys. Leider stand mir kein entsprechendes Material zu Gebote.

[2]) Obige Zahlen als direct vergleichbar vorausgesetzt, erhielte man ein Verhältniss von 1 : 50000.

beim Kaninchen gemessenen Zahlen verglichen, hat die Anastomose von Rhinolophus noch immer den dreifachen Durchmesser und könnte also etwa die achtzigfache Blutmenge passieren lassen.

Für diese grossen Anastomosen sind bei den Chiropteren auch eigene grosse venöse Abflussbahnen entwickelt; es ist einerseits die V. cephalica, andrerseits die primäre fibulare Randvene der hinteren Extremität als V. uropatagialis in ihren ausschliesslichen Dienst getreten. Bei den übrigen Thieren und dem Menschen münden die Anastomosen einfach in nicht weiter ausgezeichnete, relativ kleine Digitalvenen.

Die Beziehung zwischen Flughaut und Anastomosen besteht nun darin, dass die letzteren (im Vereine mit den für die Chiropteren eigenthümlichen, langen, parallelen Arterienbahnen der Extremitäten) eine Art Steuervorrichtung für die Versorgung der Flughautgefässe mit Blut bilden: Schliessung der Anastomosen schaltet die Flughaut in den Kreislauf ein, Oeffnung derselben schaltet sie nahezu ganz aus. Dadurch kann, bei dem grossen Reibungswiderstande des Blutstromes in der Flughaut, das Herz zeitweilig entlastet werden.

Allerdings ist diese Anschauung ebenso wie die Ansichten über die Function der Anastomosen bei anderen Säugern nur Hypothese; und es wäre sehr zu wünschen, dass auch die experimentelle Forschung diesen Fragen näher träte.

Literaturverzeichniss.

Berlinerblau, Fanny: Ueber den direkten Uebergang von Arterien in Venen. Archiv von Reichert und Du Bois-Reymond (für Anat. u. Phys.), 1875. (Besonders abgedruckt als Dissertation.)

Bourceret, P.: Circulations locales. 1re partie. La main. Paris 1885.

Ebner, V. v.: Ueber klappenartige Vorrichtungen in den Arterien der Schwellkörper. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Pavia, Ergänzungsheft zum Anat. Anz., Bd XVIII, 1900.

Gérard, G.: Les canaux anastomotiques artério-veineux chez l'homme et chez le singe. Archives des Sciences médicales, Bd. I, 1896.

Derselbe: Les anastomoses directes entre les artères et les veines. (Referat.) ibid. Bd. II, 1897.

Giebel, C. G.: Säugethiere. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 1874 ff.

Grosser, O.: Mikroskopische Injectionen mit Eiweiss-Tusche, Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie, Bd. XVII, 1900.

Derselbe: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefässsystemes der Chiropteren. Anatomische Hefte, Heft 55, Bd. XVII, 1901.
Hoyer, H.: Ueber unmittelbare Einmündungen kleinster Arterien in Gefässäste venösen Charakters. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XIII, 1877.
Hyrtl, J.: Anatomical notes. 8. On the Radial Artery in the Cheiroptera. Natural History Review, London 1862.
Derselbe: Neue Wundernetze und Geflechte bei Vögeln und Säugethieren. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wiss., Wien, Bd. XXII, 1864.
Laguesse, E.: Bourrelets valvulaires artériels chez les poissons. Comptes rendus de la Société de biologie, Paris, 9e sér., t. IV, 1892.
Müller, H.: Ueber den unmittelbaren Uebergang der Arteria radialis in die Vena cephalica bei Fledermäusen. Würzburger naturwiss. Zeitschrift, Bd. III, 1863. (Im Original nicht zugänglich.)
Derselbe: Würzburger Verhandlungen, X, S. 183. Im Original nicht zugänglich. (Angaben über den Bau der Arterien, cit. nach Köllikers Gewebelehre, 4. Aufl. 1863, pag. 594.)
Rabl, H.: Histologie der normalen Haut des Menschen, in Handbuch der Hautkrankheiten, herausgeg. v. F. Mracek, Wien 1901.
Schöbl, J.: Die Flughaut der Fledermäuse, namentlich die Endigung ihrer Nerven. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. VII, 1871.
Spalteholz, W.: Die Vertheilung der Blutgefässe in der Haut. Arch. f. Anat. u. Phys., Anatom. Abth., Jahrgang 1893.
Strawinski, N.: Ueber den Bau der Nabelgefässe und über ihren Verschluss nach der Geburt. Sitzgsber. der kais. Akad. der Wiss., Wien, Bd. LXX, 1875.
Sucquet, J.-P.: D'une circulation dérivative dans les membres et dans la tête chez l'homme. Avec atlas. Paris 1862.
Tandler, J.: Mikroskopische Injectionen mit kaltflüssiger Gelatine. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. XVIII, 1901.
Weidenreich, F.: Das Gefässsystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. LVIII, 1901.
Zuckerkandl, E.: Ueber den Circulationsapparat in der Nasenschleimhaut. Denkschriften der kais. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. XLIX, 1884.
Derselbe: Demonstration von histologischen Präparaten der Gefässe des männlichen Genitaltractes des Menschen. Morphologisch-physiologische Gesellschaft in Wien, 1901. (Nicht publiciert.)

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI und XII.

A. = Arterie.
A. A. = Aufsteigende Arterie.
A. P. = Arterie des Papillarkörpers.
An. = Anastomose.
Cap. = Capillare.
End. = Endothel.
I. = Intima.

Kz. S. = Kleinzellige Schicht der Anastomosenwand.
L. B. = Lamelläres Bindegewebe.
Lm. = Längsmusculatur.
Lw. = Längswulst.
Rm. = Ringmusculatur.
S. = Schweissdrüse.
Sp. V. = Subpapilläres Venennetz.
T. V. = Tiefes Venennetz.
V. = Vene.
V. K. = Vene des Knäuels.

$A._1$, A. $P._1$, $An._1$, $An._2$ siehe im Text.

Fig. 1—4 und 12—15 sind mit homog. Immersion $^1/_{12}$ gezeichnet.

Fig. 1—3 Injection Eiweiss-Tusche.

Fig. 4, 7—12 Injection Berlinerblau-Gelatine-Jodnatrium.

Tafel XI.

Fig. 1—3. Schnitte durch arterio-venöse Anastomosen in der Endphalange des Kaninchens. Fig. 1 und 3 nach Hämatoxylin-Eosin-Färbung, Fig. 2 nach Van-Gieson-Färbung. Vergr. 400.

Fig. 4. Kleine Arterie des menschlichen Nagelbettes im Querschnitt. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 400.

Fig. 5 und 6. Querschnitte durch eine Vene der Fingerbeere. Färbung mit Orceïn, resp. nach Van Gieson. Vergr. 100.

Fig. 9. Schnitt durch die Fingerbeere, senkrecht zu den Hautleisten. Zwischen Epidermis und Schweissdrüsen ein Gefässknäuel mit Anastomosen. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 50.

Fig 10 und 11. Nach dem Plattenmodell des Gefässknäuels der Fig. 9. Fig. 10 Ansicht von der Epidermisseite, Fig. 11 von der entgegengesetzten Seite. Vergr. 50. (Der eigentliche Knäuel wurde der Genauigkeit halber noch ein zweites Mal bei 100facher Vergrösserung modelliert und die Zeichnung danach ausgeführt.) An der volaren Seite des Knäuels wurden einige Venen entfernt, um die dreitheilige Anastomose freizulegen.

Tafel XII.

Fig. 7 und 8. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte einer Serie durch das Nagelbett der grossen Zehe. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 200.

Fig. 12. Abgang einer Anastomose von einer Arterie. Aus dem im Modell dargestellten Gefässknäuel. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 400.

Fig. 13. Längsschnitt durch eine Anastomose der Fingerbeere. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 400.

Fig. 14. Einmündung einer Anastomose der Fingerbeere in eine Vene. Hämatoxylin-Eosin. Aus demselben Gefässknäuel wie Fig. 13. Vergr. 400.

Fig. 15. Querschnitt einer Anastomose der Fingerbeere. Bei $An._2$ der absteigende Theil derselben Anastomose, der aber so fest contrahiert ist, dass das Lumen nicht mit Sicherheit zu erkennen ist. Färbung polychromes Methylenblau, rothes Blutlaugensalz n. Unna. Schnittdicke 7 μ. Vergr. 400.

Beobachtungen an neuen und bekannten Nemathelminthen.

Von

Dr. **v. Linstow** in Göttingen.

Hierzu Tafel XIII.

Die hier beschriebenen Arten stammen aus den Sammlungen der Zoologischen Institute von Breslau und München, sowie von Herrn Professor Dr. M. Kowalewski in Dublany.

Nematoden.

Ascaris Viperae n. sp.

Aus Vipera arietans, eingekapselt im Peritoneum; Holub, Süd-Afrika. (München.)

Eine Larvenform, die massenhaft im Peritoneum vorkommt, von Bindegewebe fest umwachsen; sie liegt tellerförmig oder scheibenförmig aufgerollt wie Ascaris capsularia Rud. der Meerfische; die Scheiben sind 6—8 mm gross; der entwickelte Nematode ist 17—20 mm lang und 0,47 mm breit; die Cuticula ist glatt, am Kopfende steht an der Bauchseite ein kegelförmiger embryonaler Bohrzahn; der Oesophagus nimmt $^1/_{10}$ der Gesammtlänge ein und von seinem Hinterende entspringt eine 1,97 mm lange, an der Bauchseite des Darms liegende drüsige Verlängerung; der abgerundete Schwanz ist kurz und macht $^1/_{134}$ der ganzen Länge aus.

Ascaris leonina n. sp.

Fig. 1.

Aus Felis leo, ventric., Zoologischer Garten in Breslau, in Europa geboren. (Breslau.)

Lippen mit etwas verbreiterter Basis und feinen Zahnleisten, ohne Zwischenlippen; Pulpa der Dorsallippe mit 2 Verlängerungen nach vorn, die je 2 rundliche Vorbuchtungen zeigen; die Papillen sind weit nach hinten gerückt; die vorn abgerundete Dorsallippe ist 0,19 mm breit und 0,16 mm lang. Eine Seitenmembran ist 0,18 mm breit und verschwindet, immer schmaler

werdend, nach hinten ganz allmählig. Die ebenfalls im Löwen vorkommenden Ascaris mystax Zed. und Ascaris leptoptera Rud. haben auch Seitenmembranen, die nach hinten immer breiter werden und abgerundet endigen, so dass die Begrenzungslinie senkrecht an die Körperwand tritt.

Das Männchen ist 34 mm lang und 0,99 mm breit; der Oesophagus nimmt $^1/_{12}$ der ganzen Länge ein, das conisch verjüngte Schwanzende mit kleiner, fingerförmiger Verlängerung $^1/_{224}$; die schwach entwickelten, schmalen Cirren messen 0,83 mm; am Schwanzende stehen jederseits in gerader Linie 21 prä- und 4 postanale Papillen; die ersteren reichen bis 3,04 mm vom Schwanzende nach vorn.

Das 53 mm lange und 1,38 mm breite Weibchen hat einen Oesophagus von $^1/_{10}$ Thierlänge, der lanzettförmig zugespitzte Schwanz misst $^1/_{66}$; die Vulva theilt den Körper im Verhältniss von 5:8, liegt also vor der Mitte. Die Eier haben eine dicke, glatte Schale ohne Grübchen und Leisten; sie sind 0,086 mm lang und 0,062 mm breit; sie enthalten, was man beim Genus Ascaris sonst kaum findet, einen völlig entwickelten Embryo; bei A. mystax zeigt die Eischale kleine Grübchen, bei A. leptoptera Leisten an der Aussenfläche.

Heterakis aegyptiaca n. sp.

Fig 2.

Aus Ardea garzetta, Egypten.

(München.)

Cuticula quergeringelt, Kopfende mit 3 grossen, halbkugelförmigen Lippen.

Das Männchen hat eine Länge von 24 und eine Breite von 0,59 mm; der Oesophagus macht $^1/_{13,6}$, der Schwanz, welcher zugespitzt ist, $^1/_{60}$ der ganzen Länge aus; die Cirren sind 0,79 mm lang; neben dem Saugnapf stehen jederseits zwei Papillen, dahinter 1, postanale finden sich jederseits 5, eine unpaare steht am Hinterrande des Saugnapfes, so dass im Ganzen 17 vorhanden sind.

Das Weibchen ist 60 mm lang bei einer Breite von 1,18 mm; der Oesophagus nimmt $^1/_{15}$, der Schwanz $^1/_{36}$ der Gesammtlänge ein, letzterer ist conisch verjüngt; die Vulva liegt hinter der Mitte und theilt den Körper im Verhältniss von 15:11; die Eier sind 0,078 mm lang und 0,048 mm breit.

Physaloptera fusiformis n. sp.

Fig. 3.

Aus Micropogon spec. . .? (Capito).

(Breslau.)

Cuticula dick, hinter den Lippen verbreitert, sehr eng quer geringelt; Kopfende mit 2 grossen, lateralen, halbkugelförmigen Lippen, die je 3 kleine Papillen am Aussenrande tragen.

Das 18 mm lange und 1,38 mm breite Männchen hat einen Oesophagus, der $^1/_{3,8}$ und einen Schwanz, der $^1/_{23}$ der Gesammtlänge einnimmt; die kurze, herzförmige Bursa wird jederseits von 4 langgestielten Papillen gestützt; zwischen den beiden hintersten derselben steht in der Mittellinie eine unpaare, neben der Cloake finden sich jederseits 2 und hinten am Schwanzende jederseits 3.

Das Weibchen ist spindelförmig, an den beiden Körperenden stark verdünnt; die Länge beträgt 30, die Breite 1,97 mm; der Oesophagus macht $^1/_{5,3}$, das abgerundete Schwanzende $^1/_{20}$ der ganzen Länge aus; die Vulva mündet etwa an der Grenze zwischen dem 1. und 2. Fünftel des Körpers; sie theilt den Körper, genau berechnet, im Verhältniss von 13:56; die Eier sind sehr dickschalig und 0,081 mm lang und 0,026 mm breit.

Spiroptera tuberculata n. sp.

Fig. 4.

Aus Dacelo gigantea = Paralcyon gigas Glog., Süd-Ost-Afrika.

(Breslau.)

Kopfende mit 3 Lippen, von denen eine dorsal, die beiden anderen latero-ventral stehen; an ihrer Basis sieht man 4 kleine Papillen in den Submedianlinien; in den Seitenlinien findet sich jederseits eine Nackenpapille, die beim Männchen 0,62 mm vom Kopfende entfernt ist; das Körperparenchym zeigt in Absätzen von 0,053 mm Ringe, die in die Cuticula eindringen und im Profil kleine Verdickungen darstellen.

Das Männchen ist 26 mm lang und 0,91 mm breit; das Hinterleibsende ist in zwei eng aneinander liegenden Windungen eingerollt, der Oesophagus ist $^1/_{6,5}$, der Schwanz $^1/_{41}$ der Thierlänge gross; die Bursa ist breit mit unregelmässig gewellten Rändern; die Cirren sind sehr ungleich und an den Enden abgerundet; sie messen 0,99 und 0,35 mm; jederseits stehen

4 prä- und 2 postanale Papillen, von denen 1—4 und 6 gestielt sind.

Das Weibchen wird 50 mm lang und 1,58 mm breit; der Oesophagus nimmt $^1/_{10,6}$, das abgerundete Schwanzende $^1/_{61}$ der ganzen Länge ein; die Vulva liegt etwas vor der Körpermitte, sie theilt den Körper im Verhältniss von 7:8; die Eier enthalten einen entwickelten Embryo: die Schale ist an beiden Polen verdickt, die Länge beträgt 0,060, die Breite 0,030 mm.

Proleptus Duj.,

Spiropterina van Bened, Coronilla van Bened, Histiocephalus Molin.

In der Münchener Sammlung war ein Glas bezeichnet; Proleptus obtusus Duj. aus Scyllium canicula und die in demselben enthaltenen Nematoden bestimmte ich als Spiropterina scillicola van Bened.

Dujardin[1]) stellte für zwei Arten, die eine aus Raja clavata, die andere aus Scyllium catulus, das Genus Proleptus auf; der Mund wird kreisförmig genannt, die Männchen haben eine Bursa und 2 ungleiche Spicula. Mit welchem Rechte die in Frage stehende Art als Proleptus obtusus Duj., bestimmt ist, vermag ich nicht zu sagen, denn Dujardin giebt nur den Namen und keine Artbeschreibung: er sagt, er habe in Scyllium catulus einen männlichen Nematoden gefunden, ohne eine weitere Beschreibung zu bringen, so dass der Artname obtusus keine Berücksichtigung verdient.

Wohl aber der Genus-Name Proleptus, denn die Art Proleptus acutus Duj. ist sicher eine Spiropterina, und da Dujardin's Gattungsname viel älter ist, als der von van Beneden gegebene, so muss die Gattung Proleptus heissen, Spiropterina van Beneden ist ihr Synonym, ebenso, wie ich[2]) früher gezeigt habe, Coronilla van Beneden. Die in dieses Genus gehörigen Arten, welche alle in Rochen und Haien leben, habe ich[3]) an anderer Stelle angeführt.

[1]) Histoire des helminthes, Paris 1845, pag. 105.

[2]) Archiv für microscop. Anat. Bd. 58, Bonn 1901, pag. 191—194, tab. IX. Fig. 27—30.

[3]) Archiv für Naturgeschichte Berlin 1890, pag. 180—181, tab. X. Fig. V—VIII.

Ophiostomum mucronatum Rud.

Fig 5.

Aus Plecotus auritus.

(München.)

Die Art ist früher in Vespertilio Daubentonii, Vespertilio Nattereri, Vespertilio murinus, Vesperugo noctula und Vesperugo pipistrellus gefunden.

Eine Beschreibung gab van Beneden[3]), der ich nur wenig hinzusetzen kann, da in dem Glase nur Weibchen vorhanden waren; diese aber habe ich auf ihren inneren Bau untersucht, da über die Stellung des Genus Ophiostomum im System noch nichts bekannt ist.

Van Beneden sagt, die Haut ist quergeringelt, die Länge beträgt 15, die Breite 1 mm; der Nervenring umschliesst den Oesophagus im vorderen Drittel; das Schwanzende ist kurz und kegelförmig.

Das Männchen hat 2 gleiche, etwas gekrümmte Spicula, deren Länge etwa dem Körperdurchmesser gleichkommt. Papillen am Schwanzende fehlen.

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt etwa im vorderen Körperdrittel; wenn die Eier 0,24 mm gross genannt werden, so ist das wohl ein Irrthum.

Nach meinen Beobachtungen ist das Weibchen 25,7 mm lang und 0,46 mm breit; der Oesophagus nimmt $^1/_9$, der Schwanz $^1/_{41}$ der ganzen Länge ein; am Kopfende stehen 2 grosse, halbkugelförmige, dorsoventrale Lippen, die vorn beiderseits eine Papille tragen; die Eier sind 0,049 mm lang und 0,036 mm breit.

Auf Querschnitten sieht man, dass die Muskulatur mächtig entwickelt ist. In den Seitenlinien stehen Längswülste, die nur rudimentär sind; sie enthalten Kerne, und der der einen Seite ist durch eine Scheidewand in eine dorsale und ventrale Hälfte getheilt; an der Innenseite steht ein kleines Gefäss; demnach gehört die Gattung zu den Secernentes, und die Diagnose würde lauten: Seitenwülste atrophirt, an einer Seite mit einem Gefäss. Männchen mit 2 gleichen Cirren, Schwanzende ohne Papillen.

Dio beiden folgenden Arten verdanke ich der Güte des Herrn Professor Dr. M. Kowalowski, welcher sie gefunden hat und sie mir zur Untersuchung schickte.

---

[3]) Mém. Acad. R. Belg. t. XL, Bruxelles 1873, pag. 16—19, tab. III.

Filaria rotundicauda n. sp.

Fig. 6.

Aus der Brusthöhle von Garrulus glandarius.

(Dublany. Galizien.)

Kopf- und Schwanzende abgerundet, Cuticula glatt. Männchen 19,9 mm lang und 0,63 mm breit; der Oesophagus ist kurz und nimmt $^1/_{32}$, der Schwanz nur $^1/_{101}$ der ganzen Thierlänge ein. Die Cirren sind breit und ungleich, sie messen 0,33 und 0,29 mm; am Schwanzende stehen jederseits 4 prä- und 2 postanale Papillen.

Beim 33,6 mm langen und 0,71 mm breiten Weibchen liegt die Vulva, wie meistens beim Genus Filaria, ganz vorn; sie theilt den Körper im Verhältniss von 1:84; der Oesophagus misst $^1/_{42}$, das Schwanzende $^1/_{95}$ der Gesammtlänge und die dickschaligen Eier sind 0,044 mm lang und 0,023 mm breit.

Filaria equina Abildg.

Homo sapiens. Pleurahöhle.

(Breslau.)

Die Bezeichnung lautet: Filaria hominis Rud. Pleura. Filaria hominis Rud. wurde in den Bronchialdrüsen eines Menschen, also auch in der Brusthöhle gefunden, und ist dasselbe wie Hamularia lymphatica Treutler, die also nicht, wie man annahm, mit Filaria inermis Grassi identisch ist.

Das vorliegende Exemplar ist ein 58 mm langes und 0,66 mm breites, geschlechtlich nicht entwickeltes Weibchen, das nach seiner Kopfbildung zweifellos zu Filaria equina Abildg. gehört; diese Art kann sich also gelegentlich in den Menschen verirren.

Ancyracanthus denudatus Dies.

= Histiocephalus denudatus Dies.,

= Dispharagus filiformis Zschokke.

(Breslau.)

Als neuen Wirth dieser Art, welche ich[1]) früher beschrieben habe, kann ich Barbus fluviatilis anführen; früher war sie beobachtet in Phoxinus laevis, Alburnus lucidus, Idus melanotus, Scardinius erythrophthalmus und Bliccopsis abramo-rutilus.

[1]) v. Linstow, Zoolog. Jahrb. Abth. System. Bd. III, Jena 1887. pag. 108—109, tab. II, Fig. 10.

Agamonema Bembidii n. sp.

Fig. 7.

Aus Bembidium spec. . .?

(Dublany, Galizien.)

Eine Larve von 0,81—0,83 mm Länge und 0,055 mm Breite, Cuticula ungeringelt, Kopfende abgerundet, Schwanz fein zugespitzt; der Oesophagus ist kurz und macht $^1/_9$, der Schwanz $^1/_5$ der ganzen Länge aus; einige Exemplare befanden sich in Häutung. Agamonema soll nur „eine unbestimmbare Nematoden-Gattung" bedeuten; das wahre Genus dieser in Käfern lebenden Larven kann nur aus Cultur der freilebenden Geschlechtsform erkannt werden.

Ichthyonema globiceps Rud.

Fig. 8—10.

Aus Uranoscopus scaber, am Ovarium. Genua.

(München.)

Als ich[1]) das im Verhältniss zum Weibchen winzig kleine Männchen von Ichthyonema sanguineum fand und sah, dass es 2 gerade, gleiche, nadelspitze Spicula mit einem Stützapparat besass, war ich erstaunt, diese Verhältnisse bei Ichthyonema globiceps so ganz anders geschildert zu finden; Wagner[2]), Schneider[3]) und v. Willemoes-Suhm[4]) geben einstimmig an, das Männchen dieser Art habe nur 1 Spiculum mit dreigetheilter Wurzel und bilden es so ab; letzterer setzt hinzu, das Spiculum sei am Hinterende gablig getheilt. Es war mir erwünscht, unter den vielen, grossen Weibchen auch einige der hier ebenfalls winzig kleinen Männchen zu finden, an denen ich Folgendes beobachten konnte:

Die Länge beträgt 6,16 mm, die Breite 0.088 mm, Kopf- und Schwanzende sind abgerundet; an letzterem sieht man an der Ventralseite, dicht vor der Geschlechtsöffnung, einen Quervorsprung mit abgerundeten Ecken; es finden sich 2 gleiche,

[1]) v. Linstow, Archiv für Naturgesch., Berlin 1874, pag. 122—134, tab. IV. Fig. 4.

[2]) Wagner, Natuurkundige Verhandelingen, Haarlem 1857, pag. 3—5, tab. XXII A., Fig. 11.

[3]) Schneider, Monographie d. Nematoden, Berlin 1866, pag. 175—176, tab. XII, Fig. 11.

[4]) v. Willemoes-Suhm, Zeitschr. für wissensch. Zoolog. Bd. XXI, Leipzig 1870, pag. 16—26, tab XIII, Fig. 5.

gerade, 0,156 mm lange, nadelspitze Spicula, die in einem 0,078 mm langen, hinten spitzen Stützapparat gleiten, welcher links und rechts einen zahnartigen Vorsprung trägt. Die Uebereinstimmung ist also eine vollkommene mit Ichthyonema sanguineum, und die drei genannten Forscher sind Opfer einer Täuschung geworden. Der Zufall hat es gewollt, dass bei dem Exemplar, das v. Willemoes-Suhm vorlag, die beiden Cirren in dem Stützapparat so weit nach hinten geglitten waren, dass ihre Wurzeln mit der des Stützapparates genau in derselben Linie lagen, so dass das Bild eines Spiculums mit drei Wurzeln entstand.

Die ungemein zahlreichen Embryonen sind 0,61 mm lang und 0,013 mm breit: das Kopfende ist abgerundet und trägt an der Ventralseite einen kleinen Bohrzahn; dass es die Ventralseite ist, schliesse ich bei dem Mangel eines Anus an der Krümmung des Körpers, indem ich annehme, dass er sich in der Regel nach der Bauchseite biegt. Das Schwanzende ist lang und fein zugespitzt; merkwürdig ist ein vorn frei in der Leibeshöhle liegender, vorn und hinten abgerundeter, wurstförmiger Körper, der $^{10}/_{47}$ der ganzen Länge einnimmt und vermuthlich die Anlage des Genitalorgans ist.

Sphaerularia cunctaria Schneider.

Aus Bombus hortorum.

(München, Breslau.)

Den Namen Sphaerularia Bombi Dufour hat Schneider als einen provisorischen in cunctaria geändert.

Neue Untersuchungen habe ich an dieser merkwürdigen Art nicht vorgenommen und wollte nur feststellen, dass nach den interessanten Forschungen von Schneider[1]) und Leuckart[2]) die freilebende Geschlechtsform zu den Secernentes gehört, denn Schneider fand den Porus excretorius und Leuckart zeichnete die Querschnitte der Längswülste.

---

[1]) Schneider, Zoologische Beiträge I, Breslau 1883, pag. 1—10, tab. I.

[2]) Leuckart, Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. 13 (22), Halle 1887, pag. 614—678, tab. II.

Oncholaimus vulgaris Bast.

Fig. 11—12.

(Breslau, München.)

Das Glas der Breslauer Sammlung war bezeichnet „Gordius littoralis Müller, Dania"; dabei stand als Geber der Name Oerstedt; es wird also O. F. Müller gemeint sein, in dessen Arbeit: Von Würmern des süssen und salzigen Wassers, Kopenhagen 1771 der Name Gordius littoralis indessen nicht vorkommt; pag. 118, tab. III, Fig. V wird „der Fadenwurm" beschrieben, etwa 10—12 mm lang, von der Meeresküste.

Bastian und Bütschli haben diesen freilebenden Meeresnematoden beschrieben, der an den Küsten von Holstein, Dänemark und England vorkommt, und einer der grössten dieser Familie ist.

Die Länge giebt Bastian auf 10,2—12,7 mm, Bütschli auf 17—19 mm an, ich fand sie bis 14,6 mm; die Breite bestimmt Bastian auf 0,18—0,28 mm, Bütschli auf 0,25—0,29 mm während ich fand, dass sie 0,16—0,20 mm betrug.

Das Kopfende trägt vorn einen Kranz von 10 Borsten, je eine steht in der Dorsal- und Ventrallinie, in den 4 Submedianlinien stehen je zwei dicht beieinander; in dem tiefen Mundbecher finden sich drei nach vorn gerichtete kegelförmige Zähne; ich sehe sie meistens in gleicher Höhe; Bütschli fand den einen Zahn weiter nach vorn ragend als die beiden anderen. Die Cuticula ist glatt und trägt in den Submedianlinien Borstenreihen; sie besteht aus zwei Schichten; die äussere ist 0,0038 mm dick, die innere 0,0092 mm und letztere zeigt senkrecht zur Oberfläche gestellte Stäbchen, die dicht stehen. Die Muskulatur ist durch vier Längswülste geschieden, von denen der dorsale und ventrale etwa $^1/_{14}$ der Körperbreite einnimmt, die Seitenwülste aber sind stark entwickelt, sie machen $^1/_4$—$^1/_5$ der Breite aus, enthalten grosse, in Längsreihen geordnete Zellen mit grossen, granulirten Kernen und führen kein Längsgefäss; hinten am Körper bilden die Zellen nur eine Schicht. Das Schwanzende ist bei beiden Geschlechten abgerundet; es ist kurz und macht $^1/_{123}$—$^1/_{118}$ der Gesammtlänge aus. Der Oesophagus nimmt $^1/_{14}$—$^1/_{13}$ der ganzen Länge ein; 0.52—0,55 mm vom Kopfende ist er von dem Nervenring umgeben; in der Muskulatur verlaufen drei Drüsen, und de Man fand bei Oncholaimus fuscus

Bast., dass sie hier in die drei Zähne des Mundbechers einmünden. Ueberall liegen zwischen Oesophagus und Darm einerseits und der Muskulatur der Körperwand andererseits ovale, 0,036 mm lange und 0,016 mm breite, granulierte Körper, welche Bastian bei mehreren freilebenden Meeresnematoden gefunden hat; sie entsprechen ohne Zweifel Golowin's phagocytären Körpern. Der Darm hat hohe, polygonal aneinander abgeplattete Epithelzellen mit kugelrunden Kernen und glänzenden Kernkörperchen.

0,39 mm vom Kopfende bemerkt man in der Ventrallinie einen Porus excretorius, der hier aber nicht der Ausmündungspunkt der Gefässe der Seitenwülste ist, welche, wie gesagt, hier fehlen, sondern der Ventraldrüse, einer in der Ventrallinie gelegenen, schlauchförmigen Drüse mit granulirtem Inhalt, die 1,76 mm lang ist und hinten kolbig endigt; sie reicht um $^1/_3$ der Oesophaguslänge über diesen hinaus neben dem Darm.

Die Ventraldrüse der freilebenden Meeresnematoden findet Eberth bei anderen Arten klein und birnförmig, mitunter ist es ein grösserer Schlauch, der bis zum Ende des Oesophagus oder über dieses hinaus reicht und hinten selten zweigespalten ist; so fand auch de Man das Organ bei Enoplus communis. Während der Excretionsporus bei den parasitischen Nematoden, welche einen solchen besitzen, bei den Secernentes, stets hinter dem Nervenring liegt, findet er sich hier vor demselben, dem Kopfende genähert; Bastian nennt die Ventraldrüse abdominal gland, Marion tube excréteur. Wegen des Vorhandenseins des Porus excretorius und der Ventraldrüse sind auch diese Nematoden zu den Secernentes zu rechnen.

Am hintersten Schwanzende bemerkt man eine Oeffnung, in welche zwei grosse Leimdrüsen münden; diese erfüllen hinter dem Anus fast den ganzen Raum innerhalb der Leibeswand; die beiden Drüsen wenden sich, schmäler werdend, nach vorn zur Dorsalseite, biegen dann nach der Ventralseite hin und verlaufen hier 1,06—1,58 mm nach vorn, und enden hier kolbig. Sie sondern nach Schneider einen glashellen Leim ab, mit dem das Thier sich befestigt. Eberth findet bei Phanoglene zwei, bei Enoplus drei solcher Drüsen am Schwanzende, Bastian bei Oncholaimus zwei, bei Enoplus drei; Schneider sieht bei mehreren Arten von Enoplus nur eine und nennt sie Spinn-Drüsen;

de Man findet bei Oncholaimus-Arten zwei, Bütschli meint immer drei zu sehen und sagt, dass die Drüsen bis zur Grenze des hinteren Körperdrittels verfolgt werden können; Marion nennt sie tubes excréteurs und sieht immer zwei; in einzelnen Fällen sieht er sie ramifirirt und meint, dass sie durch den ganzen Körper bis zum Kopfende reichen. Bastian nennt die Mündung caudal sucker und die Drüsen, deren er bei unserer Art drei findet, sucker tubes; auch Bütschli findet drei und meint, Bastian verstehe unter sucker tubes die drei am männlichen Schwanzende stehenden Papillen, was aber nach Bastian's Figurenbezeichnung, (tab. 11, Fig. 127, r., pag. 179) nicht möglich ist; Bastian nennt Fig. r. caudal sucker, den Ausmündungspunkt der Drüsen am äussersten Schwanzende und r' sind die sucker tubes, die Drüsenschläuche.

Beim Männchen sind die Cirren schlank, 0,130 mm lang und in der Mitte verdickt; der Stützapparat misst 0,057 mm; in der Ventrallinie stehen drei mit Borsten besetzte Papillen, zwei dicht vor der Cloake, eine 0,24 mm vor derselben.

Beim Weibchen nehmen die Geschlechtsorgane das 3.—5. Sechstel des Körpers ein; die Vulva liegt etwas hinter der Körpermitte und theilt den Körper im Verhältniss von 67 : 51; die grossen Eier liegen in einer Reihe und sind 0,26 mm lang und 0,18 mm breit; der Uterus ist doppelt.

Mermis.

Mermis lacinulata Schneider.

(Breslau.)

Die Beschreibung Schneider's kann ich in einigen Punkten ergänzen. Das Männchen ist 61—78 mm lang und 0,33—0,35 mm breit; das Weibchen erreicht eine Länge von 255 mm und eine Breite von 1,07 mm; am äussersten Schwanzende stehen zwei fingerförmige, kleine Stifte, welche die dicke Cuticula nicht durchsetzen. Das Schwanzende des Männchens misst $^1/_{177}$ der Gesammtlänge; die beiden gleichen Cirren sind 0,31 mm lang und am hinteren abgerundeten Ende 0,026 mm breit; vorn sind sie gerade abgestutzt; die drei Papillenreihen reichen bis 1.58 mm vom Schwanzende nach vorn; die mittlere Reihe theilt sich 0,104 mm vor und 0,078 mm hinter der Geschlechtsöffnung, welche sie links und rechts umgeht; präanale Papillen zähle ich in jeder Reihe etwa 65, postanale 28—30.

Gordius.

Gordius guatemalensis n. sp.

Fig. 15—16.

Chiacam, Guatemala, Saper 1891.

(München.)

Es ist nur 1 Männchen vorhanden, das 157 mm lang und 0,75 mm breit ist; die Farbe des Spiritusexemplars ist hellbraun. Das Schwanzende ist hinten gegabelt und vor der Cloakenmündung steht eine halbmondförmige Hautfalte; die Cuticula ist irisirend und trägt grosse, 0,35 mm messende Kreise, die von feinen radiären Linien gebildet werden. Dazwischen stehen ähnliche, viel kleinere von 0,016 mm Durchmesser und 0,0078 mm lange Querlinien.

Acanthocephalen.

Echinorhynchus invaginabilis n. sp.

Fig. 17—20.

Aus Numenius arquatus, gesammelt von v. Willemoes-Suhm.

(München.)

Kleinere Exemplare mit zurückgezogenem Schwanzende 5,7—6,1 mm, mit ausgestrecktem 8,3—11,8 mm, grössere bis 35 mm lang, bei einer Breite bis 0,79 mm.

Eine merkwürdige Form, die dadurch ausgezeichnet ist, dass eine lange, schwanzartige Verlängerung da ist, die bald ausgestreckt, bald handschuhfingerartig zurückgestülpt wird und $^{10}/_{17}$—$^{2}/_{7}$ der Gesammtgrösse lang ist. Die Cuticula ist quer geringelt. Das lange, cylindrische Rostellum ist dicht mit Haken besetzt; man zählt 42 Querringe mit je 10 Haken; die 18 vorderen Ringe bestehen aus grösseren, die 24 hinteren aus kleineren Haken; bei den vorderen Haken, die 0,049 mm gross sind, erscheinen Wurzelast und Hakenast fast gleich lang; bei den hinteren, die 0,044 mm messen, ist der Wurzelast klein. Auf das Rostellum folgt ein fast ebensolanger Hals; der dann folgende Körpertheil ist bedornt. Ungewöhnlich lang sind die Lemnisken; sie messen etwa $^{2}/_{3}$ der Körperlänge, excl. des Schwanztheils; nach Hamann und Kaiser spielen die Lemnisken eine Rolle beim Ein- und Ausstülpen des Rostellum; da nun hier auch ein sehr langer Schwanztheil vor- und zurückgestülpt werden kann, darf es nicht Wunder nehmen, dass diese Organe, die Lemnisken, so stark entwickelt sind. Echino-

rhynchus Frassonii Molin, ebenfalls aus Numenius arquatus, besitzt gleichfalls ein langes, dicht mit Haken besetztes Rostellum; hier finden sich aber in dessen Mitte 3 Reihen, die aus Haken bestehen, welche viel grösser sind als alle übrigen; der Hals hat nur $^1/_4$—$^1/_3$ der Länge des Rostellum und ein hinterer, dünnerer Körpertheil ist 2—3 mal länger als der vordere, dickere.

Echinorhynchus obesus n. sp.

Fig. 21—23.

Aus Oriolus spec.? Südamerika.

(Breslau.)

Die Länge beträgt 35—40 mm, die Breite 3 mm; das Rostellum ist kurz und breit; es ist bewaffnet mit 16 Querreihen von Haken und in jeder Reihe stehen 16; die 11 vorderen Reihen werden von 0,070 mm langen Haken gebildet, bei denen der Wurzelast erheblich länger ist als der Hakenast; die Haken der 5 hinteren Reihen sind viel kleiner; sie messen nur 0,026 mm und der Wurzelast fehlt. Die 0,068 mm langen und 0,044 mm breiten Eier haben eine dreifache Hülle; die äussere ist dick und hyalin.

Echinorhynchus campanulatus Dies.

Fig. 24—26

Aus Felis onça.

(Breslau.)

Das Männchen ist 19 mm lang und 2,5 mm breit, das Weibchen bis 35 und 5 mm. Das Rostellum ist dick und kurz; es trägt 7 Querreihen von je 6 Haken; die der 3 vorderen Reihen haben einen langen Wurzelast, der nicht gegen den Hakenast gekrümmt ist, bei denen der 4 hinteren Reihen fehlt er; alle Haken tragen einen Widerhaken vor der Spitze; die vorderen sind 0,24, die hinteren 0,11 mm lang. Die Eier sind dreischalig und 0,068 mm lang und 0,047 mm breit; der Embryo trägt vorn Häkchen.

Echinorhynchus monechinus n. sp.

Fig. 27—28.

Aus Myrmecophaga (Myremecophila) quadridentata.

(Breslau.)

Die Länge beträgt beim Männchen 85, die Breite 1 mm; beim Weibchen 165 und 2,5 mm. Der Rüssel sieht sehr zierlich

aus mit seinen zahlreichen, regelmässig vertheilten Haken, die in 80 Querreihen zu je 6 stehen; alle haben dieselbe Form, Wurzel- und Hakenast sind fast gleich lang, sie werden aber von vorn nach hinten immer kleiner: die vorderen messen 0,13, die hinteren 0,035 mm; die Eier, welche 0,104 mm lang und 0,057 mm breit sind, haben eine weit abstehende, hyaline Hülle, darunter 2 andere, schmälere; die Oberfläche der äusseren ist mit der zweiten durch Stränge verbunden; der Rüssel ist 3,55 mm lang und vorn 0,71 mm breit.

Echinorhynchus striatus Goeze.

Fig. 29—31.

Aus Ardea cinerea Ventric.

(Breslau.)

Der Körper ist vorn verdickt, der vorderste Theil der Verdickung ist rundlich und aufgetrieben; daselbst ist die Haut bedornt; die Länge beträgt 7,9 mm, die Breite vorn 1,78 mm; das Rostellum, welches gestreckt-cylindrisch ist, trägt 29 Querreihen von je 10 Haken; die der 16 vorderen Reihen sind mit einem Wurzelast versehen, der länger ist als der Hakenast; bei denen der 13 hinteren Reihen fehlt der erstere; beide Sorten messen 0,065 mm; die spindelförmigen Eier sind 0,11 mm lang und 0,031 mm breit; die Hüllen sind dreifach, die mittlere ist an den Polen verschmälert.

Echinorhynchus vasculosus Rud.

Fig. 32—34.

Aus Lepidopus Peronii.

(Breslau.)

Der Körper ist lang gestreckt, das kurze Rostellum kolbig verdickt, auf dieses folgt ein sogen. Hals und dann der breitere, bedornte Körper; die Länge beträgt 8,49, die Breite 0,51 mm. Das Rostellum trägt 26 Querreihen von je 10 Haken, die aus 3 Sorten bestehen; die der 6 vorderen und 16 hinteren Reihen sind kegelförmig, die 4 zwischen ihnen liegenden hakenförmig gekrümmt; der Hakenast ist etwas länger als der Wurzelast; die Länge der 1., 2. und 3. Hakenart beträgt 0,052, 0,087 und 0,052 mm. Eier waren in den von mir untersuchten Exemplaren nicht vorhanden.

Echinorhynchus strumosus Rud.

Aus Phocaena communis.

(Breslau.)

Diese Art ist bisher nur in Phoca gefunden; dass sie auch in Delphinen vorkommt, ist neu; die Breslauer Sammlung enthielt aber 2 Gläser mit diesem Parasiten, auf denen als Fundort Delphinus phocaena angegeben war.

Echinorhynchus stellaris Mol.

Aus Tetrao tetrix; aussen am Darm.

(Breslau.)

Diese merkwürdige Form ist von Molin nur in Anas boschas gefunden, und zwar im Darm; ich habe sie in Anas boschas fera und Glaucion clangula wiedergefunden, und zwar in beiden aussen am Darm, in dessen Wandung das Rostellum eingebohrt war.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII.

Fig. 1. Ascaris leonina; Dorsallippe.
Fig. 2. Heterakis aegyptiaca, männliches Schwanzende von der Ventralseite.
Fig. 3. Physaloptera fusiformis, männliches Schwanzende von der Ventralseite.
Fig. 4. Spiroptera tuberculata, männliches Schwanzende von der Ventralseite.
Fig. 5. Ophiostomum mucronatum, Querschnitt durch ein Weibchen; d Darm, o Ovarium, u Uterus, s Seitenwulst.
Fig. 6. Filaria rotundicauda, männliches Schwanzende von rechts.
Fig. 7. Agamonema Bembidii, Larve.
Fig. 8—10. Ichthyonema globiceps, 8 Schwanzende des Männchens, von der Ventralseite, etwas nach rechts gedreht. c Cirren, s Stützapparat. 9 Embryo, 10 dessen Kopfende, stärker vergrössert, g muthmassliche Genitalanlage.
Fig. 11—14. Oncholaimus vulgaris, 11—12 Querschnitte, s Seitenwulst, ö Oesophagus, d Darm, l Leimdrüse, v Ventraldrüse. 11 vorderer, 12 hinterer Körpertheil, 13 Schwanzende von rechts; 14 Mündung der Ventraldrüse.
Fig. 15—16. Gordius guatemalensis; 15 männliches Schwanzende von der Ventralseite, 16 Cuticula.
Fig. 17—20. Echinorhynchus invaginabilis; 17 ganzes Thier mit eingestülptem Schwanzende; 18 Hinterleib mit vorgestülptem Schwanzende; 19 vordere, 20 hintere Hakenform.

Fig. 21—23. Echinorhynchus obesus; 21 vorderer, 22 hinterer Haken, 23 Ei.
Fig. 24—26. Echinorhynchus campanulatus, 24 vorderer, 25 hinterer Haken, 26 Ei.
Fig. 27—28. Echinorhynchus monechinus, 27 Haken, 28 Ei.
Fig. 29—31. Echinorhynchus striatus, 29 vorderer, 30 hinterer Haken, 31 Ei.
Fig 32—34. Echinorhynchus vasculosus, 32 vorderer, 33 mittlerer, 34 hinterer Haken.

Zur Histogenese der Spermien von Phalangista vulpina.

Von
Dr. **K. v. Korff**, Assistent am Anatomischen Institut in Kiel.

Hierzu Tafel XIV u. XV und 4 Textfiguren.

Bei dem Studium der Spermatogenese des australischen Beutelfuchses (Phalangista vulpina) fällt dem Beobachter auf, dass der Kern, nachdem er sich stark abgeplattet und zu einem quer zum Axenfaden gestellten ovalen Körper umgeformt hat, seine Lage zum Axenfaden öfter ändert d. h. aus der Quer- in die Längs-, aus dieser wieder in die Querlage übergeht, um schliesslich eine Längslage zum Schwanzfaden anzunehmen. Diese Vorgänge haben mich veranlasst, die Entwickelung der Spermien im einzelnen zu verfolgen.

Inhalt:

A. **Untersuchungsmethode.**
B. **Eintheilung des Entwicklungsprocesses.**
C. **Entwicklung der Spermien.**

I. Periode.

Vom Ende der letzten Reifungstheilung bis zur Anlagerung der Centralkörper an den Kern.

II. Periode.

Von der Anlagerung der Centralkörper an den Kern bis zur Wanderung des Centralkörperringes entlang dem Axenfaden.

1. Der Kopf formt sich zu einem eiförmigen, quer zum Axenfaden gestellten Körper um.
2. Der Kopf nimmt seine definitive Form an.

III. Periode.

Von der beginnenden Wanderung des Centralkörperringes bis zur Abschnürung der Zellsubstanz.

IV. Periode.

Von der Abschnürung der Zellsubstanz bis zur völligen Reife der Spermien.

A. Untersuchungsmethode.

Das zur Untersuchung nöthige Material wurde im Monat April in Flemming'sches und Hermann'sches Gemisch auf 3—5 Tage und ausserdem in v. Lenhossek'sche Flüssigkeit (3 Stunden) gelegt.

Als Färbemittel wandte ich hauptsächlich das M. Heidenhain'sche Eisenalaunhämatoxylinverfahren an, weibei die Schnitte (5—7½ μ dick) von dem in Osmiumgemischen fixirten Material 6—18 Stunden in 2 % Eisenalaunlösung und 24 Stunden in ½ % Hämatoxylinlösung blieben. Die in Hermann'sche Flüssigkeit gelegten Hodenstücke gaben die beste Aufklärung über das Verhalten der Centralkörper und lieferten auch für die Entwickelung der anderen Bestandtheile der Spermatide die deutlichsten Bilder. Die Figuren wurden deshalb nach den so erhaltenen Bildern gezeichnet. Zum Studium der Kopfentwickelung eignete sich ferner nach Fixirung mit Flemming-schem Gemisch die Safranin- bezw. die Safraningentianaviolettfärbung.

Bei der Fixirung mit v. Lenhossek'scher Flüssigkeit fand ausserdem noch die Ehrlich-Biondi'sche Färbung Anwendung.

Für die Untersuchung der reifen Samenfäden wurden Stücke vom Nebenhoden in Hermann'sche Flüssigkeit gelegt.

B. Eintheilung des Entwickelungsprocesses.

Die Histogenese der Säugethierspermien hat Meves (99) nach Untersuchungen am Meerschweinchen in folgender Weise eingetheilt. Die erste Periode reicht vom Ende der letzten Reifungstheilung bis zum Auftreten der Schwanzmanschette, die zweite vom Auftreten bis zum beginnenden Schwunde der

Schwanzmanschette, die dritte vom beginnenden Schwunde der Schwanzmanschette bis zur Abschnürung der Zellsubstanz. Hieran schliesst sich als vierte Periode die der sog. Reifungserscheinungen.

Bei Phalangista vulpina markirt sich leider das Auftreten der Schwanzmanschette sehr wenig deutlich. Daher theilt man die Entwickelung der Säugethierspermien besser nicht nach dem Auftreten und Schwunde der Schwanzmanschette ein, sondern nach den Vorgängen, welche etwa gleichzeitig hiermit sich an den Centralkörpern abspielen, nämlich nach der Anlagerung der Centralkörper an den Kern und der beginnenden Wanderung des Centralkörperrings entlang dem Axenfaden.

Meves (99) hat bereits beim Meerschweinchen erwähnt, dass die genannten Veränderungen der Centralkörper mit dem Auftreten und Schwunde der Schwanzmanschette nahezu zusammenfallen und dass man sie ebensogut für die Eintheilung verwenden könne.

C. Die Entwickelung der Spermien.

I. Periode.

Vom Ende der letzten Reifungstheilung bis zur Anlagerung der Centralkörper an den Kern.

Die aus der zweiten Reifungstheilung hervorgegangene Spermatide zeigt einen runden grossen Kern. In einem feinen Liningerüst liegt das Chromatin in bald grösseren, bald kleineren Körnern vertheilt. Stärkere Anhäufungen von Chromatin finden sich an der Innenseite der Kernmembran. Der Zellleib zeigt an der Randzone der eingelegten Stücke ein mehr oder weniger homogenes Aussehen, erst in den mehr centralwärts gelegenen Partien ist ein feines Faserwerk im Protoplasma erkennbar. An der Peripherie des Zellleibes liegt zu Anfang der Entwickelung ein sich nur schwach von dem Zellleib abhebender, ovaler grauer Klumpen, die Sphäre oder das Idiozom (Meves). In seinem Innern habe ich keine Körner gefunden, wie sie Moore (94), C. Niessing (96) und Meves (99) bei höheren Säugethieren beschrieben haben, wo sie dem Spitzenknopf (Akrosom, v. Lenhossek) zur Entstehung dienen. Dem äusseren Rande des Idiozoms liegen zwei anfangs sehr kleine Centralkörper an.

Meistens berührt der äussere (distale) den Aussenrand des Zellleibes, der innere (proximale) liegt dicht neben dem äusseren so, dass ihre Verbindungslinie nach der Mitte der Spermatide gerichtet ist (Meves 98). Die Gestalt der Centralkörper ist die gewöhnliche runde, nicht hantelförmig wie beim Meerschweinchen; einen Unterschied in der Grösse zwischen beiden Centralkörpern habe ich nicht beobachtet (Fig. 1). Stärker, als Centralkörper und Idiozom tritt in dem Zellleib der Spermatide ein dritter Körper hervor, der wahrscheinlich mit dem chromatoiden Nebenkörper von Moore (94), C. Niessing (96), v. Lenhossek (97, 2), Meves (99) identisch ist. Der Körper fällt als stark gefärbter Klumpen dicht neben der Kernmembran in die Augen (Fig. 2). Seine Gestalt ist bald rund, bald länglich.

Die Veränderungen, welche die oben erwähnten wesentlichen Bestandtheile der Spermatide während der ersten Periode erleiden, sind folgende:

Der Kern, welcher seine centrale Lage beibehält, ändert seine Structur insofern, als das Chromatin sich am Schlusse der Periode zu grösseren Chromatinballen ansammelt (Fig. 7).

Das Idiozom rückt sehr bald aus der peripheren Lage näher auf den Kern zu (Fig. 2—4). In seinem Innern entsteht ein anfangs in der Mitte liegendes, sehr kleines Bläschen (Benda [91], Ballowitz [91], Moore [94], Meves [99]). Es nimmt sehr schnell an Volumen zu und rückt aus der Mitte an die Peripherie des Idiozoms. Nachdem sich das letztere dem Kern angelagert hat, schmiegt sich die Blase der Kernmembran an. Die Blase wächst dann mächtig heran, wobei die Substanz des Idiozoms immer mehr schwindet.

Von dem distalen Centralkörper wächst gleich zu Anfang dieser Periode ein feiner Faden aus, der die erste Anlage des Axenfadens bildet (Meves [97. 1, 97. 2, 97. 3], v. Lenhossek [97. 1, 97. 2], Benda [98], Suzuki [98], v. Korff [99]). Gleichzeitig mit dem Idiozom rücken die Centralkörper kernwärts. Nach Anlagerung des Idiozoms an den Kern kommen sie seitwärts von dem Idiozom zu liegen (Fig. 4). Später wird ihre Entfernung von dem Idiozom immer grösser, bis sich am Schluss der Periode die Centralkörper und das Idiozom

an zwei entgegengesetzten Polen des Kerns gegenüberliegen. Der distale Centralkörper formt sich auf diesem Stadium in eine Platte um. Der proximale Centralkörper ändert seine Form nicht, nimmt aber an Volumen zu.

Der fragliche chromatoide Nebenkörper zerfällt bald in eine Gruppe von scharf schwarz gefärbten Körnern, die zuerst dicht der Kernmembran anliegen. Später entfernen sie sich mehr vom Kern und liegen in der Nähe des hinteren Kernpoles (Fig. 6), rücken dann noch weiter in den hinteren Theil des Zellleibes (Fig. 12). Bei Färbung der mit v. Lenhossek'scher Flüssigkeit fixirten Präparate nach der Ehrlich-Biondi'schen Methode erscheinen diese Körner undeutlich mattroth. Sie lassen sich durch die drei ersten Entwickelungsperioden verfolgen, gehen keine weiteren Veränderungen ein. Wahrscheinlich werden sie am Ende der dritten Periode mit der Zellsubstanz abgestossen (Fig. 22). Bis jetzt ist dieser Körper bei den Beutlern nicht beschrieben. Ein ähnliches Verhalten des chromatoiden Nebenkörpers schildert C. Niessing (96) bei der Ratte, wo er in zwei oder drei Kügelchen zerfällt, die oft noch durch Verbindungsbrücken mit einander zusammenhängen.

II. Periode.

Von der Anlagerung der Centralkörper an den Kern bis zur beginnenden Wanderung des Centralkörperringes entlang dem Axenfaden.

Diese Periode lässt sich bei Phalangista und auch bei den von C. Fürst (87) untersuchten Beutlern, Metachirus quica, Phascogale albipes und weiter auch nach meinen Untersuchungen beim Opossum (Didelphys virginiana) passend in zwei Unterabtheilungen eintheilen nach folgendem Gesichtspunkte. Bei den genannten vier Species ist für die Entwickelung des Kopfes von wesentlicher Bedeutung, dass sich der Kern nach starker Abplattung und Reduction seines Volumens zu einem eiförmigen Gebilde, dessen Längsaxe quer zum Axenfaden steht, umformt. Der eiförmig gestaltete Kern differenzirt sich dann zu der für die Species charakteristischen Kopfform.

1. Der Kopf formt sich zu einem eiförmigen, quer zum Axenfaden gestellten Körper um.

Zu Anfang der zweiten Periode lagern sich die Centralkörper der Kernmembran an. Auf diesem Stadium zeigt der Kern nach den Centralkörpern zu eine wenn auch nur geringe Zuspitzung oder Verlängerung (Fig. 7). Dieselbe wird auf dem nächsten Stadium wieder eingezogen (Fig. 8). Einen Auswuchs des Kerns nach den Centralkörpern zu in Form eines langen spitzen Zäpfchens hat Meves zuerst bei der Ratte beschrieben. Der Auswuchs wird hier offenbar zum Zweck der Verbindung von Kern und Centralkörpern ausgestreckt und hinterher wieder eingezogen. Broman (1901) bezeichnet ihn als Empfängnisszäpfchen (vergl. auch die Figur 38, die Broman nach einem Präparat von Meves wiedergegeben hat). Ein derartiger langer Auswuchs kommt bei Phalangista nicht vor, sondern nur eine geringe Vorbuchtung, nachdem die Centralkörper sich dem Kern stark genähert oder angelagert haben. Aehnliches hat Meves beim Meerschweinchen beschrieben.

Der Kern rückt bald aus der centralen Lage an die Peripherie des Zellleibes und kommt mit demjenigen Pole, an dem sich die Kopfkappe entwickelt, extracellulär zu liegen (Fig. 9, 10). Der Zellleib streckt sich mehr in die Länge dem Axenfaden entlang nach hinten. Die runde Form des Kerns geht dann in die ellipsoide (Fig. 10), aus dieser durch eine Streckung der Längsseiten in die einer Granate (Fig. 11) über. Von diesem Stadium an plattet sich der Kern stark ab, wobei sich sein Volumen bedeutend verringert sowohl im Längs- wie im Querdurchmesser (Fig. 12a, 13, 14a). Die Structur des Kernes verschwindet etwa auf dem Stadium der Figur 12a, wo sich am hinteren Kernpol ein homogener Chromatinstreifen ausbildet, während im übrigen Theil des Kerns das Chromatinnetzwerk nur noch undeutlich erkennbar ist. In Figur 13 ist der Kern homogen geworden. Die Spitze, in welche sich der Kern auf der Figur 11 ausgezogen hat, wird immer kürzer und verschwindet bald ganz. Schliesslich plattet sich der Kern (Fig. 14b) zu einem etwa eiförmigen Körper ab (Platte [C. Fürst]), dessen Längsaxe senkrecht zum Axenfaden steht. Es haben sich zwei seitliche Pole gebildet, von denen der eine mehr zugespitzt, der andere abgestumpft ist.

Die Kopfentwickelung der Beutelthierspermien hat Fürst (87) bei Metachirus und Phascogale studirt. Der Autor

beschreibt Chromatinauswüchse des Kerns etwa auf dem Stadium des Ellipsoids (Fig. 16 und 47). „An dem einen Pole entwickelt sich die klar durchsichtige Kappe und an dem anderen entgegengesetzten Pole entsteht eine sackförmige Bildung, deren Inhalt dem übrigen Kerne vollständig ähnlich ist . . . Der Kern schiebt einen Theil seines gefärbten Inhalts in die Mitte der Kappe hinein, die Chromatinanhäufung, die in der Mitte des Kerns lag, verlängert sich in den in der Kappe eingeschobenen Theil. Diese Chromatinanhäufung hat eine diffuse Färbung; dennoch tritt ihre stärkere Farbe gegen die Umgebung hervor. Dieser Theil schiebt sich immer mehr in die Kappe hinein und werden zuletzt die gefärbten Bestandtheile von der Spitze der Einschiebung zurückgezogen. Auch die sackförmige Bildung am entgegengesetzten Pole ist zusammen mit den angrenzenden Theilen des Kerns stärker gefärbt . . . . wird, nachdem sich von ihrem Ende Stückchen gelöst und in die Zellsubstanz hinausbegeben haben, bedeutend zusammengezogen . . .“

Bei Phalangista kommen derartige Chromatinauswüchse an den Kernpolen nicht vor, ebensowenig eine Abstossung von Kerntheilen, wie sie auch v. Bardeleben (96) bei Beutlern (Dasyurus, Makropus) beschrieben hat. Es wäre denkbar, dass die von Fürst beschriebenen Chromatinauswüchse am hinteren Kernpol die Centralkörper sind, die sich auf den betreffenden Stadien gefärbt haben, während sie am vorderen Pole die in die Kopfkappe ragende Spitze vorstellen, welche letztere vielleicht in Folge einer starken Schrumpfung zu Missdeutungen Anlass gegeben hat.

Etwa von dem Stadium der Figur 12a unterscheidet Fürst bei Phascogale eine Chromatin- und eine Achromatinmasse des Kopfes (Fig. 49—51), eine äussere und eine innere Kernmembran, „die das Achromatin, das bei der Zusammenziehung des Chromatins sich differenzirt, begrenzt“.

Nach meiner Meinung sind die beiden Kernmembranen durch eine Schrumpfung der Kernsubstanz vorgetäuscht. Die von Fürst gegebene Figur 49 entspricht etwa meiner Figur 12b. An beiden erkennt man im Vergleich mit der Figur 12a, dass die Seitenränder des Kerns, soweit sie innerhalb der Schwanzmanschette liegen, stark eingefallen d. h. nach aussen concav geworden sind. In geringem Masse zeigt diese Veränderung

auch der in die Kopfkappe ragende Theil des Kerns auf der Figur 12b. An die Stelle der eingefallenen Chromatinsubstanz innerhalb der Schwanzmanschette (12b) ist nun eine helle Zone getreten, die Fürst für Achromatin hält. Diese Schrumpfung kommt nicht in den Zellen der äussersten Schicht der eingelegten Stücke vor, sondern nur in den weiter centralwärts gelegenen, wo die Wirkung der Osmiumsäure nicht zur Geltung gekommen ist. Beim Meerschweinchen hat Meves diese Schrumpfung am hinteren Segment des Kopfes, welches von der Schwanzmanschette umgeben wird, beschrieben: „Eine besondere Besprechung erfordert noch das hintere Segment des Kopfes, das in die Schwanzmanschette hineinragt. Dasselbe zeigt bei Fixirung mit Osmiumgemischen in den peripheren Partien der eingelegten Stücke stets die Form einer abgerundeten Kuppe (Fig. 28, 30). In den mehr centralen Partien dagegen hat es meistens die Gestalt eines Zapfens (Fig. 23, 24); d. h. es zeigt rechts und links von der Mittellinie keine convexe, sondern eine concave Begrenzung; im Innern des Zapfens ist das Chromatin stärker verdichtet, als im übrigen Kopf. Diese Zapfenform des hinteren Kopfsegmentes, welches häufig noch viel stärker sich ausgesprochen findet, als in meinen Figuren 23 und 24, halte ich für ein Artefakt, das, wie ich glaube, auf folgende Weise zustande kommt. Die Kopfkappe stellt ein festes und starres Gebilde dar, das in Folge von Reagenzwirkung nicht so leicht schrumpft, als die Kernsubstanz. Letztere zeigt Neigung dazu bei Fixirung mit Osmiumgemischen besonders in den mehr centralen Partien, in denen die Osmiumsäure mehr oder weniger zum Fortfall kommt. Soweit nun aber der Kern von der Kopfkappe bedeckt ist, hängt er innig mit ihr zusammen und vermag sich nicht von ihrer Wand zurückzuziehen. Die durch die Schrumpfung bewirkte Volumensverkleinerung kommt daher ausschliesslich im Bereich des hinteren, nicht von der Kopfkappe bedeckten Segmentes zum Ausdruck, welches letztere daher in eine zapfenförmige Vorragung umgeformt wird."

Bei Phalangista jedoch findet auch an dem in die Kopfkappe ragenden Kopfstück eine Schrumpfung in Form von seitlichen Einbuchtungen statt, so dass dieser Theil in eine lange Spitze auszulaufen scheint, die länger ist, als die in Figur 13, welche nicht artificiell ist. So erklären sich wohl auch die stark

ausgeprägten Spitzen des Kopfes, wie sie Fürst in seinen Figuren 21—23 wiedergiebt.

Die Zellsubstanz streckt sich in dieser Periode mehr nach hinten dem Axenfaden entlang in die Länge.

Gleichzeitig breitet sich die aus der Idiozomsubstanz hervorgegangene Blase immer mehr um den vorderen Pol aus, um die Kopfkappe zu bilden. Die restirende Idiozomsubstanz sitzt der Wand der Blase an der Seite halbmondförmig auf (Fig. 6). Später löst sie sich ganz ab und ist am hinteren Kernpol noch sichtbar, bis sie ganz verschwindet. Die Umwachsung des Vorderpoles geht nicht gleichmässig vor sich, sondern die Kopfkappe schiebt sich an zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Kerns zipfelförmig weiter rückwärts, als an den beiden anderen Seiten (Fig. 6, 8, 10). Später jedoch inserirt die Kopfkappe überall auf der gleichen Höhe des Kopfes. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese beiden Seiten des Kerns, an denen die Kopfkappe anfangs weiter hinaufwächst, es sind, die sich bei der Umwandlung des Kerns in einem eiförmigen Körper zu den beiden auf verschiedenen Seiten des Axenfadens liegenden seitlichen Kopfpolen entwickeln (siehe unten). Auf der Figur 11 überragt die Kopfkappe den Vorderpol des Kerns sackförmig. Später liegt ihre Wand der Kernperipherie näher an, bleibt jedoch immer noch durch einen breiten hellen Zwischenraum vom Rande des Vorderpoles getrennt (Fig. 12—14) und läuft in eine mit dem Kern gleichgeformte Spitze aus. Der hintere Rand der Kopfkappe biegt auf dem Stadium der Figur 13, wo das Chromatin des Kernes sich stark verdichtet hat, nach innen um, um sich an den Kern anzusetzen.

Bei der Frage nach der Entstehung der Schwanzmanschette liessen mich meine Präparate im Stich. Andeutungen von ihr sah ich auf dem Stadium der Figur 9. Da, wo sie deutlich erkennbar ist, hat sie sich schon ziemlich weit entwickelt. In Figur 12a sieht man ihre Conturen in Gestalt von zwei Strängen, die frei in die Zellsubstanz ragen und an den Seitenrändern des Kerns auf der Höhe des hinteren Randes der Kopfkappe inseriren. Sie wächst in dieser Zeit nur wenig in die Länge. Auf den Stadien der Figuren 13, 14a verliert sie wahrscheinlich in Folge der starken Verkleinerung des Kerns im queren Durch-

messer ihren Contact mit den Seitenrändern des Kerns. Zwischen letzterem und der Innenfläche der Schwanzmanschette entsteht ein heller Zwischenraum. Der vordere Rand des Schwanzmanschettenrohres inserirt jetzt an dem hinteren umgebogenen Rande der Kopfkappe (Fig. 13, 14a).

Die am Schluss der ersten Entwicklungsperiode erfolgte Anlagerung des proximalen Centralkörpers an den Kern erfolgt bei Phalangista und wahrscheinlich auch bei den von Fürst untersuchten Beutlern und weiter auch beim Opossum nicht in der Mittellinie des hinteren Kernpoles, sondern seitlich davon (wenn man auf eine von denjenigen Seiten des Kernes sieht, auf denen sich die Kopfkappe zipfelförmig weiter nach hinten hinaufschiebt, als auf den beiden anderen sich gegenüber liegenden) (Fig. 8). In der Figur 9, einer Kantenansicht der vorigen, ist die seitlich von der Mittellinie abweichende Insertionsstelle des proximalen Centralkörpers nicht zu sehen. Später, wenn sich der Kern zu einem eiförmigen Gebilde umgeformt hat und dann, wenn er sich um seine Queraxe dreht (siehe unten) liegt die Insertionsstelle des proximalen Centralkörpers nicht auf der Längsaxe des Kopfes, sondern auf einer der beiden Längsseiten. Dies zeigen Querschnitte des Kopfes senkrecht zur Längsaxe (Fig. 14c, 17c). Vermuthlich entwickeln sich bei den Beutlern die Seite des Kerns, auf der der proximale Centralkörper seitlich inseriert, und die dieser gegenüberliegende Seite zu den Längsseiten des später länglich geformten Kopfes, während die beiden anderen, wie ich schon oben erwähnte, zu den beiden Kopfpolen werden.

Die beschriebene seitliche Insertion des proximalen Centralkörpers kommt, wie ich glauben möchte, nicht nur bei den Beutlern, sondern auch bei anderen Säugethieren vor, ist jedoch meines Wissens dort, wo sie zuerst in Erscheinung tritt, nicht beschrieben worden. Sie ist an der Figur 16 der Meves'schen Meerschweinchenarbeit (99) zu sehen, wird jedoch auf diesem Stadium nicht erwähnt. Dagegen beschreibt Meves (99, pag. 334), dass der Schwanzfaden an reifen Samenfäden des Meerschweinchens in Flächenansichten nicht in der Mittellinie, sondern näher dem einen Seitenrande des Kopfes inserirt. Es ist nun nicht unwahrscheinlich, dass diese beim reifen Samenfaden des Meerschweinchens beschriebene seitlich von der Mittellinie ab-

weichende Insertion schon sehr früh auf dem Stadium der Figur 16 festgelegt wird. Bei Phalangista habe ich diese seitliche Insertion des proximalen Centralkörpers bis zum Schluss der zweiten Periode verfolgen können; dagegen habe ich sie später nicht mehr, vielleicht infolge des immer kleiner werdenden Kopfes, nachweisen können.

Die Scheibe, in welche sich gegen Ende der vorigen Periode der distale Centralkörper umgeformt hatte, wird breiter, bekommt eine caudalwärts gerichtete Concavität, ihr Rand spitzt sich zu. Sie liegt dem proximalen Centralkörper noch ziemlich dicht an (Fig. 12 a). Später wandelt sich die Scheibe in einen Ring und ein dicht unter dem Ringe liegendes Knöpfchen (distaler Centralkörperknopf) um. Der Knopf hat sich wahrscheinlich aus der Mitte der Scheibe abgeschnürt (Fig. 14 c, 17 a). Der Axenfaden tritt dann durch den Ring hindurch mit dem distalen Centralkörperknopf in Verbindung. Der proximale Centralkörper dringt in die Kernsubstanz ein wenig ein. Daher bekommt man ihn nur an der Peripherie der eingelegten Stücke, wo das Chromatin des Kernes sich wenig gefärbt hat, deutlich zu sehen; in den mehr nach dem Centrum gelegenen Stellen der Präparate wird er von dem stark gefärbten Chromatin grösstentheils verdeckt (vergl. Meves 99, p. 350). Seine Form ändert sich nicht, an Volumen nimmt er noch etwas zu (Fig. 7—14).

Ein ähnliches Verhalten des distalen Centralkörpers wie bei Phalangista ist von Meves (98) bei Mensch und Ratte beschrieben worden. Bei Mensch und Ratte gestaltet sich der distale Centralkörper „zu einem stumpfen kegelförmigen Gebilde um, dessen Spitze dem Samenfadenkopf zugewandt ist; später findet sich an seiner Stelle ein kleines Knöpfchen oder wohl richtiger Stäbchen und dahinter ein Ring. Diese beiden Gebilde sind aus dem Kegel hervorgegangen, wahrscheinlich in der Weise, dass die dem Samenkopf zugekehrte Spitze desselben abgesprengt wurde und die übrig bleibende basale Masse sich zu einem Ring umgestaltete. Der Axenfaden steht durch das Lumen des Ringes mit der abgesprengten Partie (dem Knöpfchen bezw. Stäbchen) in Verbindung. Ferner wird nach Meves (99) beim Meerschweinchen aus dem distalen Centralkörper ein Ring und ein sich mit dem Axenfaden in Verbindung setzender Knopf gebildet;

doch wird hierzu nur die eine Hälfte desselben gebraucht. Es bildet sich der distale ursprünglich stäbchenförmige Centralkörper in ein hakenförmiges Gebilde mit einem „verticalen" und einem „horizontalen" Schenkel um. Der verticale zerfällt durch Einschnürung in zwei hinter einander gelegene Knötchen; „von diesen findet sich das eine hintere am Ursprung des Axenfadens, das andere vordere zwischen dem hinteren und der Umbiegungsstelle des Hakens. Das hintere Knötchen, von dem der Axenfaden entspringt, wächst rasch zu einer kleinen anfangs sehr dünnen Platte aus, die sich schliesslich, wahrscheinlich indem sie in der Mitte durchbricht, zu einem Ring umgestaltet. Der Axenfaden tritt dann durch das Lumen des Ringes hindurch und setzt sich mit dem vorderen Knötchen in Verbindung."

Der proximale Centralkörper verhält sich bei den bis jetzt untersuchten Säugethieren wesentlich anders, als bei Phalangista. Bei Mensch und Ratte wächst nach Meves der proximale ursprünglich runde Centralkörper im Anfang der zweiten Periode zu einem Stäbchen nach einer Seite hin in seiner Richtung senkrecht zum Axenfaden in die Länge. Das Stäbchen verbindet sich zuerst nur durch das in der Verlängerung des Axenfadens liegende Ende, später in ganzer Ausdehnung mit dem Kern.

Beim Meerschweinchen lagert sich der von vornherein stäbchenförmige proximale Centralkörper mit seinem einen Ende an die Kernwand. Das entgegengesetzte Ende setzt sich mit einem feinen Fädchen fort, welches sich frei in die Zellsubstanz erstreckt (Meves 99). Das feine Fädchen hat Meves auch beim Menschen beobachtet. Später verschwindet es beim Menschen, wie beim Meerschweinchen.

In einer kürzlich erschienenen vorläufigen Mittheilung über die Spermatogenese des Stieres beschreibt Schoenfeld (00) die Veränderungen der Centralkörper folgendermassen. Aus dem proximalen Centralkörper geht eine intranucleäre Scheibe hervor, von dessen Rande ein zur Scheibe winklig geknickter kleiner Stab frei in die Zellsubstanz ragt. Von dem kleinen Stäbchen wächst ein Fädchen aus, das mit dem Randfaden der Salamanderspermie identificirt wird und den Axenfaden spiralförmig innerhalb und ausserhalb des Protoplasmas umzieht und der Spirale des Verbindungsstückes Entstehung giebt. Diese Entstehungsweise des Spiralfadens steht mit den bisherigen Beobachtungen

(v. Brunn [84], Benda [97, 98], Meves [99]) und meinen eigenen bei Phalangista (siehe unten) in Widerspruch.

Der distale Centralkörper formt sich dann nach Schoenfeld in einen Ring um; durch das Lumen des Ringes setzt sich der Axenfaden mit dem proximalen Centralkörper in Verbindung, während er bei Mensch und Ratte (Meves) und ebenso bei Phalangista sich an einen distalen Centralkörperknopf ansetzt. Der Ring soll dann beim Stier ein ganz anderes Verhalten zeigen, als es bisher bei den Säugethieren beschrieben ist; er soll beim Stier nicht in toto am Axenfaden entlang wandern, sondern in zwei Theile zerfallen in ähnlicher Weise, wie es Meves beim Salamander gefunden hat.

2. Der Kopf nimmt seine charakteristische Form an.

Der Kopf hatte sich zu einem quer zum Axenfaden gestellten eiförmigen Körper mit einem zugespitzten und einem stumpfen Pole umgewandelt. Die den Centralkörpern zugekehrte hintere Fläche ist anfangs ebenso wie die in die Kopfkappe ragende vordere Fläche auf einem Querschnitt durch die Längsaxe convex, plattet sich aber später vom Ansatz des proximalen Centralkörpers bis zum stumpfen Pol ab. Die rein quere Stellung des Kopfes zum Axenfaden wird bald aufgegeben. Der Kopf führt eine allmählich vor sich gehende, von Stufe zu Stufe verfolgbare, Drehung um seine Queraxe aus. (Fig. 16—18.) Der zugespitzte Pol des Kopfes wird durch die Drehung nach vorn, der stumpfe Pol nach hinten verlagert. So geht die Längsaxe des Kopfes aus der zum Axenfaden senkrecht liegenden Lage in eine schräge, dann in eine gestreckte über. Während dieser Drehung nimmt der Kern durch die Bildung einer Längsfurche die für die Species charakteristische Form an. Soweit ich es bei der Kleinzelligkeit dieses Beutlers beobachten konnte, nimmt an der Entwickelung der Längsfurche nur der eine Theil des Kopfes, der vom stumpfen Pole bis zum Ansatz des Axenfadens reicht (das spätere Hinterstück) Theil. Im Bereich dieses Kopfstückes findet zunächst an der den Centralkörpern zugekehrten Fläche eine Abplattung statt. Dann biegen sich hier die Seitenränder nach der Medianlinie ein (Fig. 15 b) und begrenzen eine anfangs sehr flache Rinne oder Furche, welche später tiefer wird, doch ist gegen Ende der Periode die Tiefe der Furche nicht überall

gleich, sondern vergrössert sich vom Ansatz des Axenfadens bis zum stumpfen Pole. An den tieferen Stellen der Furche biegen sich die Ränder derselben etwas nach der Mittellinie um, so dass hier ein Querschnitt des Kopfes die Gestalt einer Sichel (Fig. 18 d.) hat. Nach vollendeter Kopfdrehung wird der vorderste Theil des Axenfadens mit den Centralkörpern in die Längsfurche aufgenommen. Der Theil des Kopfes, welcher vom zugespitzten Pole bis zum Axenfaden reicht, ändert sich während der Entwickelung der Längsfurche nur wenig. Er verlängert sich noch etwas und spitzt sich noch ein wenig zu. Der Kopf hat zuletzt in der Seitenansicht die Gestalt eines Pantoffels (Fig. 18 a) bekommen, dessen der Kopfkappe zugekehrte Fläche von vorn nach hinten ein wenig convex ist. In der Flächenansicht ist er länglich gestreckt, läuft nach vorn in eine nur wenig verschmälerte Spitze aus, verbreitert sich hinten sehr wenig. Die den Centralkörpern zugekehrte Fläche scheint auf den ersten Blick vom Ansatz des Axenfadens bis zum hinteren Pol in zwei Schenkel auszulaufen. Thatsächlich jedoch ist die Kernsubstanz nicht durch einen Zwischenraum getrennt, sondern die scheinbar freien Schenkel sind am Hinterstück durch eine wenn auch in Flächenansicht weniger deutlich hervortretende Kernsubstanz verbunden. Ein Schnitt senkrecht zur Längsaxe, welcher dicht hinter der Mitte des Kopfes gelegt ist, erscheint etwa nierenförmig (Fig. 18 c) und zwar ist er auf der den Centralkörpern zugekehrten Seite concav. In Figur 18 d ist der Kopf näher dem hinteren Rande quer getroffen; man sieht, dass die Ränder der Längsfurche sich zuspitzen.

C. Benda (97), welcher ebenfalls die Kopfentwickelung von Phalangista zu verfolgen versucht hat, giebt hierüber Folgendes an: „Nach dem ellipsoiden-Stadium zeigt sich eine etwas intensivere Färbung des distalen Abschnittes . . . Von nun an beginnt eine Abflachung, die aber im Verhältniss zu der allgemeinen Volumensverkleinerung des Kerns geringfügig bleibt, und gleichzeitig prägt sich eine Zuspitzung und Einbuchtung des vorderen Poles aus. So entsteht die Form eines Hufeisens oder Bügels (Selenka), dessen concaver Rand dem convexen nicht parallel läuft, sondern einen Winkel statt eines Bogens bildet. Die Connexität entspricht, soweit ich verfolgen kann, genetisch dem hinteren, die Einbuchtung dem vorderen Pole. Dies Ver-

hältniss wird aber durch eine eigenthümliche Drehung des Kopfes um seine quere Axe sehr complicirt. Diese Drehung beginnt nach dem ellipsoiden Stadium und vollzieht sich derart, dass der hintere Kernpol zuerst auf die gleiche Höhe mit dem vorderen und nachher sogar ein wenig proximal von demselben rückt. Der Kern stellt sich also im Ganzen quer oder in verkehrter Richtung schräg innerhalb der Spermatide und seine Längsaxe bildet zuerst einen gestreckten, dann einen rechten, schliesslich gar bisweilen einen spitzen Winkel. Der Geisselansatz rückt auf die nunmehr nach hinten gerückte Fläche des Bügels herum, und beim reifen Samenfaden steht die Längsaxe des Kopfes etwa senkrecht zu der der Geissel. Soweit ich mich meiner Beobachtungen der lebenden Spermie erinnere, wird diese Stellung bei der Bewegung und wahrscheinlich auch bei der Function inne gehalten."

Was zunächst die Angabe Benda's betrifft, dass sich eine Zuspitzung und Einbuchtung des vorderen Poles entwickelt, so ist diese Ausdrucksweise schwer verständlich und nach meiner oben gegebenen Beschreibung nicht zutreffend. Zur Bildung eines Hufeisens oder Bügels kommt es bei Phalangista überhaupt nicht. Vermuthlich hat sich Benda durch Flächenansichten des Kopfes am Ende der zweiten Periode täuschen lassen. Hier sieht es bei oberflächlicher Betrachtung so aus, als ob eine Hufeisenform vorläge infolge einer vom hinteren Kopfrande nach der Spitze zu gerichteten Einbuchtung. In Wirklichkeit existirt jedoch eine solche Einbuchtung nicht, sondern, wie ich oben beschrieben habe, ist es zur Bildung einer Längsfurche am Hinterstück des Kopfes gekommen, deren Seitenränder nach der Insertionsstelle des Axenfadens zusammenlaufen. Die Ränder der Längsfurche nun sind es, welche von Benda als der convexe Rand des Bügels aufgefasst sind, der dem vorderen „convexen nicht parallel läuft, sondern einen Winkel statt des Bogens bildet". Den Ausdruck „Bügel" hat Benda von Selenka übernommen. Soweit mir bekannt ist, hat nun aber Selenka beim Opossum, nicht aber bei Phalangista die Form der reifen Spermatozoen beschrieben. Selenka (87) hat gefunden, dass sich beim Opossum je zwei Spermatozoenköpfe zu einem Zwillingsgebilde vereinigen. Der vordere Rand desselben bildet einen Bügel. Eine Bügelform des Einzelspermatozoons findet sich aber weder beim Opossum noch bei Phalangista.

Ferner kann die Drehung des Kopfes nicht so vor sich gehen, dass dadurch der vordere Kernpol auf die gleiche Höhe mit dem hinteren gerückt wird. Dann müssten auch die Centralkörper und der Insertionspunkt des Axenfadens auf die gleiche Höhe des Vorderpoles gebracht werden. Dies geschieht jedoch nicht, sondern die Centralkörper behalten ihre ursprüngliche Lage bei. Auch findet die Drehung nicht nach dem ellipsoiden Stadium statt, sondern beginnt erst, nachdem sich der Kern stark verkleinert und abgeplattet und zu einem quer zum Axenfaden stehenden eiförmigen Gebilde umgeformt hat.

Die Kopfkappe buchtet sich an dem zugespitzten Pole des Kernes sackförmig vor. An demjenigen Kopftheil, der bei der Drehung distalwärts verlagert wird, liegt sie dem Rande des Kopfes näher an (Fig. 15a, 16, 17a, u. 18a).

Die Schwanzmanschette wächst bis zum Schluss der 2. Periode bedeutend in die Länge. Das Längenwachsthum ist jedoch ein ungleichmässiges und zwar wird der Theil der Schwanzmanschette, der bei der Kopfdrehung nach vorn gerückt wird, bedeutend länger, als der am Hinterstück des Kopfes inserirende. Vorn bekommt die Wand der Schwanzmanschette bei Beginn der Kopfdrehung eine Einknickung, die jedoch später nach vollzogener Drehung wieder verschwindet (Fig. 15a—18a). Die Lage der Schwanzmanschette und ihre Insertion am Kopfe gegen Ende der Drehung illustriren die Figuren 18c und 18d. Die Schwanzmanschette liegt in Figur 18c, wo der Kopf senkrecht zur Längsaxe etwa mitten zwischen Vorder- und Hinterpol getroffen ist, dem Kopfe näher an, als auf Figur 18d, wo der Kopf näher dem hinteren Rande quergeschnitten ist.

Die Abkömmlinge des distalen Centralkörpers, der distale Centralkörperknopf und der Centralkörperring entfernen sich am Ende der Kopfdrehung mehr von dem proximalen Centralkörper. Es tritt zwischen distalem Centralkörperknopf und proximalem Centralkörper ein Verbindungsstrang auf. (Fig. 17a 18a). Der distale Centralkörperknopf behält sein ursprüngliches Volumen bei, der proximale Centralkörper vergrössert sich und streckt sich in der Richtung des Axenfadens in die Länge.

Die Zellsubstanz hat sich während der Kopfdrehung noch bedeutend dem Axenfaden entlang nach hinten geschoben. Gegen Ende der 2. Periode bildet sich am hinteren Abschnitte des

Axenfadens eine Hülle aus in Gestalt eines doppelt conturierten röhrenförmigen Gebildes. Während der Axenfaden vom Ansatz bis zu dieser Hülle deutlich sichtbar bleibt, ist er innerhalb dieser Hülle, welche das spätere Hauptstück des Schwanzfadens umgiebt, nicht färbbar.

Ueber die Entstehung dieser Hülle existiren zwei Ansichten. Die ältere ist die von v. Brunn (84) ausgesprochene, nach welcher die Umhüllung des Hauptstückes des Schwanzfadens durch Auflagerung aus dem Cytoplasma der Zelle gebildet wird. Es sollen sich die betreffenden Theile des Protoplasmas an dem Axenfaden nach dem Ende desselben hinunter ziehen.

Meves dagegen sagt über die Entstehung dieser Hülle beim Meerschweinchen Folgendes: „Die Dickenzunahme des Hauptstückes beruht zum Theil offenbar darauf, dass der Axen faden als solcher an Dicke zunimmt; zum anderen Theil hat sie darin ihren Grund, dass sich im Bereich des Hauptstückes eine Hülle ausbildet. Ihrer Genese nach muss dieselbe ein Bildungsprodukt des Axenfadens selbst (vielleicht ein Ausscheidungsproduct desselben) darstellen." Die Möglichkeit der v. Brunnschen Auffassung stellt Meves hauptsächlich deshalb in Frage, weil „die Zellsubstanz bei Säugethieren auf keinem Stadium der Entwickelung weiter, als bis zum hinteren Ende des Verbindungsstückes nach hinten reicht".

Bei Phalangista findet jedoch weit über das hintere Ende des Verbindungsstückes hinaus ein Hinausschieben der Zellsubstanz dem Axenfaden entlang nach hinten statt. Dieser Umstand würde allerdings an sich noch nichts gegen die von Meves (99) geäusserte Ansicht beweisen, zumal beim Meerschweinchen ein Hinausschieben der Zellsubstanz über das hintere Ende des Verbindungsstückes nicht stattfindet.

III. Periode.

Von der beginnenden Wanderung des Centralkörperringes bis zur Abschnürung der Zellsubstanz.

Der Kopf verändert im Laufe der 3. Periode seine Form nicht. Dagegen nimmt sein Volumen ziemlich erheblich ab. Die Lage des Kopfes zum Axenfaden ändert sich bis zum Schluss dieser Periode nicht. Erst auf dem letzten Stadium desselben

kurz vor der Zellsubstanzabschnürung kehrt er ganz plötzlich in die Querlage, welche er vor Beginn der Kopfdrehung hatte, zurück (Fig. 25).

An der Kopfkappe fällt gleich zu Anfang dieser Periode auf, dass sie nicht mehr bis zum hinteren Rande des Kopfes reicht, sondern nach vorn gerückt ist (Fig. 19). Sie reicht etwa noch bis zur Mitte des Kopfes nach hinten. Auf den späteren Stadien (Fig. 20—24) gleitet sie noch weiter nach vorn und sitzt in Gestalt eines Fingerhutes der Kopfspitze locker auf. Später sinkt sie zu einer unregelmässigen Masse zusammen und löst sich ganz vom Kopfe ab. Sie liegt noch eine Zeit lang in der Sertolischen Zelle, ists päter ganz verschwunden.
Die Kopfkappe bildet also bei Phalangista kein persistirendes Gebilde, sondern wird als überflüssig abgestossen. Letzteres hat auch Fürst bei Phascogale constatirt.

Bei der Beschreibung der jungen Spermatide habe ich erwähnt, dass ich in dem Idiozom keine Körner gefunden hätte, wie sie von anderen Autoren (Moore, C. Niessing und Meves) beschrieben sind. Auch auf den späteren Stadien ist von mir kein als Spitzenkörper zu deutendes Gebilde erkannt worden. Dagegen fand ich bei reifen Spermien derjenigen Fläche des Kopfes, die dem Schwanzfadenansatz gegenüber liegt, vorn einen ziemlich breiten, abgeplatteten Körper aufsitzen, der sich stärker färbt, als die Kopfsubstanz. Er ragt nach vorn bis zur Spitze vor, sein Längsdurchmesser fällt mit dem des Kopfes zusammen, er ist etwa ein Viertel so lang und halb so breit, wie der Kopf (Fig. 28 a, 28 b).

Zusammen mit der Kopfkappe geht die Schwanzmanschette dem Untergang entgegen. Schon am Ende der 2. Periode hat sie sich etwas verkürzt. In den ersten Stadien der 3. Periode wird sie im Zusammenhang mit der Kopfkappe nach vorn gerückt (Fig. 19). Ihr hinterer Rand bekommt einen zackigen Verlauf. Später ist sie ganz verschwunden.

Der Centralkörperring wandert nach dem Untergang der Schwanzmanschette am Axenfaden entlang nach hinten; in Figur 20 hat er die Höhe des hinteren Kopfrandes, in Figur 21 den halben Weg seiner Wanderung, in Figur 22 die Grenze zwischen Verbindungs- und Hauptstück des Schwanzfadens erreicht, wo er

auch am reifen Samenfaden in voller Deutlichkeit färbbar ist. Der Verbindungsfaden zwischen distalem Centralkörperknopf und proximalem Centralkörper verlängert sich in dieser Periode. Der distale Centralkörperknopf wird so mehr nach hinten verlagert, er nimmt wenig an Volumen zu (Fig. 19—25). Der proximale Centralkörper beginnt sich bei Wanderung des Centralkörperringes noch mehr in der Richtung des Axenfadens in die Länge zu strecken (Fig. 19). Er schnürt sich dann in zwei Knöpfe (proximale Centralkörperknöpfe) durch, die zunächst gleiches Kaliber haben und dicht hintereinander liegen bleiben (Fig. 20, 21). Später schiebt sich der hintere der beiden proximalen Centralkörperknöpfe am Verbindungsfaden entlang caudalwärts, bis er dem distalen Centralkörperknopf anliegt (Fig. 25) und hier liegen bleibt. Während der Verschiebung des hinteren proximalen Centralkörperknopfes nimmt der vordere an Volumen ab, der hintere behält zunächst sein Volumen, verkleinert sich dann so, dass er etwa gleich dick mit dem distalen, aber dicker, als der vordere proximale Centralkörperknopf ist (Fig. 25).

In der Umgebung des Axenfadens, soweit er dem Verbindungsstück angehört, färben sich gleich nach dem Verschwinden der Schwanzmanschette zahlreiche feine Körner. Sie schaaren sich immer dichter um den Axenfaden des Verbindungsstückes (Fig. 22, 23). Diese Körner stellen die von v. Brunn (84) und Benda (97, 98) beschriebenen Mitochondrien dar, die dem Spiralfaden Entstehung geben.[1])

Sodann tritt zu Anfang dieser Periode eine andere Art von Körnern auf, die in der Zellsubstanz eine unregelmässige Vertheilung haben und ungleich gross sind. Einige von ihnen bilden grosse Klumpen. Sie färben sich mit allen Färbemitteln sehr deutlich. Dies sind die v. Ebner'schen (88) tingierbaren Körner (Fig. 24, 25). Sie sind ebensowenig wie die Mitochondrien in der äussersten Schicht der in Osmiumgemischen fixirten Schnitte färbbar. In Figur 21 sind sie deshalb nicht wahrnehmbar. In

[1]) Die Auffassung, welche Fürst über die Genese des Spiralfadens bei den Beutlern hat, bedarf wohl keiner Widerlegung. „Der Spiralfaden ist nur eine vorübergehende Entwicklungsform, die darin begründet ist, dass die Achromatinumgebung des Schwanzes und besonders des Verbindungsstückes von aussen her allmählich sich zu Parachromatin verdichtet, während gleichzeitig die Samenkörperchen in dem Kanallumen sich drehen."

Figur 22, 23 habe ich sie, obwohl sie gefärbt waren, nicht gezeichnet, um die Deutlichkeit des Hervortretens der Mitochondrien nicht zu beeinträchtigen.

Die Hülle des Hauptstückes des Schwanzfadens, die zuerst am Schluss der 2. Periode auftrat, verdickt sich in dieser Periode. Sie hat vorn nach Ausbildung der Spiralhülle des Verbindungsstückes etwa dieselbe Dicke wie diese. Nach hinten nimmt sie sehr allmählich an Dicke ab. Der Axenfaden selbst ist auch in dieser Periode in der Hülle des Hauptstückes ungefärbt geblieben (Fig. 19—25). Von dem Stadium der Figur 19 an zeigt sich an den Seitenrändern des Hauptstückes eine sehr deutlich ausgeprägte Körnelung, die wohl der Ausdruck für die Querstreifung der Hülle ist.

Die Zellsubstanz erstreckte sich am Ende der vorigen Periode ziemlich weit nach hinten dem Axenfaden entlang. Im Laufe dieser Periode zieht sie sich nach vorn, wobei sie mit dem Ende des Verbindungsstückes zu verwachsen scheint. Auf dem Stadium der Figur 24 hat sich die Zellsubstanz bis zur Spitze des Kopfes vorgeschoben und sich besonders um das Verbindungsstück angehäuft. Später schiebt sich die Zellsubstanz noch weiter nach vorn über den Kopf hinweg und lässt nur einen schmalen Streifen um das Verbindungsstück zurück (Fig. 25). Die Hauptmasse überragt nach der Peripherie des Samenkanales zu den Kopf in Gestalt eines unregelmässigen Lappens. Dieser Cytoplasmaballen steht zunächst noch mittels einer schmalen Zellsubstanzbrücke mit der am Verbindungsstück zurückgebliebenen Zellsubstanz in Verbindung (Fig. 25). Später bricht die Verbindungsbrücke durch, und die überflüssige Zellsubstanz wird als grosser Ballen abgestossen (vergl. Meves [99]). In seinem Innern liegen noch die v. Ebnerschen tingierbaren Körner. Die abgeschnürten Cytoplasmaballen bilden im Hodenkanal eine Zeit lang eine besondere Schicht zwischen den freigewordenen Samenfäden und einer Zelllage, die sich aus Spermatiden der ersten Entwickelungsstadien zusammensetzt (Fig. 26). Beim Meerschweinchen schiebt sich die Zellsubstanz nicht so weit nach vorn um den Kopf vor, sondern bildet seitlich davon einen sackförmigen Lappen, der sich dann abschnürt (Meves, 99, p. 359).

Die Aussenwand des Zellsubstanzrestes legt sich dem grösseren hinteren Abschnitte des Verbindungsstückes dicht an

und bildet eine äussere Hülle desselben. Weiter vorn setzt sie sich, so viel ich sehen konnte, am hinteren Rande des Kopfes fest. Der Axenfaden des Verbindungsstückes ist also jetzt von einer inneren, der Spiralhülle, und einer äusseren Hülle, die von dem Zellsubstanzrest gebildet wird, umgeben. Die äussere Hülle des Verbindungsstückes ist zuerst von Meves beim Meerschweinchen beschrieben worden. Meves nimmt ausserdem noch eine dritte an, die dem Axenfaden direkt aufsitzt: das Bläschen des Axenfadens, auf Grund dessen er ihre Existenz vermuthet, habe ich nur einmal gesehen. (Meves 99, pag. 354).

IV. Periode.

Von der Zellsubstanzabschnürung bis zur völligen Reife der Samenfäden.

Die wichtigste der letzten Veränderungen der Spermien ist, dass der Kopf noch eine Drehung im Lumen der Hodenkanälchen oder des Nebenhodens ausführt. Durch sie kommt der vorher quer liegende Kopf in die definitive zum Schwanz längsgestreckte Lage, wie ich sie ausschliesslich im Nebenhoden angetroffen habe. Sodann findet nach der Zellsubstanzabschnürung noch eine, wenn auch nur geringe Volumensverkleinerung des Kopfes statt (vergl. auch Meves 99). Die Verkleinerung des Kopfes, welche in den 3 ersten Perioden stattfand, ist im Nebenhoden eine ausserordentliche geworden. Ferner verwächst der Zellsubstanzrest fast in seiner ganzen Ausdehnung als äussere Hülle des Axenfadens mit der Spiralhülle, bis auf den Theil der letzteren, an dem sich ihre Windungen verschmälern. Hier bleibt der Rest der Zellsubstanz zwischen äusserer Hülle und Spiralhülle bestehen (Fig. 27, 28a, vergl. Meerschweinchen, Meves 99).

v. Bardeleben (96) beschreibt bei Phalangista und den Monotrematen, dass die beiden Hauptbestandtheile des Spermatozoons sich nicht in einer Zelle, sondern jeder für sich, in zwei verschiedenen Arten von Hodenzellen entwickeln und sich später zum Aufbau einer Spermie vereinigen. Meine oben gegebene Schilderung zeigt dagegen, dass die Genese der Spermien von Phalangista in nichts Wesentlichem mit Ausnahme der Kopfentwickelung von dem Entwickelungsmodus der übrigen Säugethierspermien abweicht.

Bei den übrigen bisher untersuchten Beutlern finden sich wie bei Phalangista sehr eigenartig gestaltete Köpfe. Der von Fürst bei Phascogale beschriebene ähnelt dem von Phalangista am meisten, während die vom Opossum und von Metachirus wohl unter sich einigermassen ähnlich, aber von den ersteren sehr verschieden gebaut sind. Den fertigen Kopf von Phascogale beschreibt Fürst folgendermassen.

Fig. 1.

„Der Kopf ist länglich, an einem Ende zugespitzt und am anderen Ende verbreitert. Die äussere Spitze ist etwas schwächer gefärbt, als ihr übriger Theil und die Seitentheile. Die Seitentheile sind, wie früher gesagt, eingebogen. Das Medianstück ist dünner und schwach gefärbt. Der Schwanz geht ungefähr vom Mittelpunkt der unteren Fläche aus. Das Medianstück des Kopfes von der Anheftung des Schwanzes bis zur Spitze ist durch eine stärkere Färbung nach unten begrenzt gegen das Stück von der Anheftungsstelle bis zur Basis, das sich nicht oder sehr wenig färbt. Am Basaltheile sieht man ein Querband, das sich etwas stärker färbt (Textfigur 1).

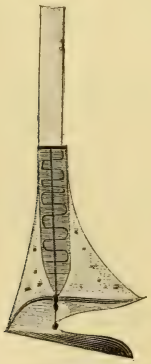
Nach dieser etwas schwer verständlichen Beschreibung, vor allem aber nach der beigegebenen Abbildung scheint es, als ob bei Phascogale die Längsfurche noch auf den Vorderkopf übergeht.

Fig. 2.

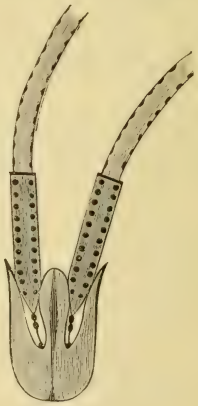
Ganz anders geformt ist dagegen der Kopf von Metachirus quica. Fürst sagt darüber folgendes: „Der Kopf des fertig gebildeten Samenkörperchens aus dem Hoden von Metachirus ist gabelförmig mit nach unten gerichteten Zinken. Diese Zinken (Sehenkel) mit den lateralen Theilen des Mittelstückes des Kopfes sind um ihre eigene Axe nach der Medianlinie des Kopfes gedreht. Dadurch sieht man die mittlere Partie des Kopfes von der Breitseite, die Zinken aber zum grössten Theil von der Schmalseite. Diese Anordnung erklärt die stärkeren Farbentöne der Seitentheile und Schenkel. An dem concaven Rande des Mittelstückes des Kopfes sitzt der Schwanzfaden in der Mitte der Fläche.“ (Textfigur 2).

Wie ich weiter nach eigenen Beobachtungen mittheilen kann, hat der Spermienkopf des Opossums einen noch complicirteren Bau.

Der Kopf hat etwa die Gestalt einer Klammer. Da, wo sich die beiden Schenkel der Klammer zu dem Körper vereinigen, liegt die Grenze zwischen Vorder- und Hinterstück. Das Vorderstück besteht in der Mitte aus einer dünnen Chromatinplatte, die auf einem Querschnitt des Kopfes auf der dem Schwanz zugekehrten Fläche leicht concav ist. Die Seitentheile werden von 2 wallartig erhabenen, nach dem Schwanze zugekehrten Rändern gebildet. Diese Seitenränder laufen in eine Spitze zusammen, der eine gerade, der andere einen nach aussen convexen Bogen bildend. Das Hinterstück besteht aus 2 freien Schenkeln, in welche sich die Seitenränder des Vorderstückes fortsetzen. Der eine gerade ist kürzer, läuft in ein etwas verdicktes Ende aus, der andere ist länger und geht in eine sehr schmale ein wenig auswärts gebogene Spitze über. Der Schwanz der Spermie liegt vor der Copulation zweier Spermienköpfe (siehe unten) quer zu den beiden Schenkeln, nach derselben dagegen längs zu ihnen



Figur 3.



Figur 4.

und zwar mit dem vorderen conischen Ende des Verbindungsstückes und dem Halse zwischen ihnen (Textfiguren 3 u. 4). Die beiden Schenkel habe ich in ihrer Genese verfolgt. Sie entwickeln sich nach demjenigen Stadium, wo sich der Kern in derselben Weise wie bei Phalangista stark abgeplattet hat, eiförmig geworden und quer zum Axenfaden steht. Es bildet sich zunächst, wie bei

Phalangista, durch das Einbiegen der Seitenränder eine Längsfurche. Später bricht dieselbe vom Rande des stumpfen Poles bis zum Axenfadenansatz in der Tiefe durch und es entwickeln sich zwei freie Schenkel. Der eine wächst mehr in die Länge, als der andere und biegt zugleich nach hinten um, während der andere seine ursprüngliche Lage beibehält. Der Axenfaden liegt zu den beiden Schenkeln quer, kreuzt den längeren caudalwärts umgebogenen, setzt sich in der Bucht zwischen beiden fest (Textfig. 3).

Waldeyer (1901) hat den Bau der reifen Spermien vom Opossum nach der von Selenka gegebenen Figur beschrieben. Ueber das Verbindungsstück sagt er folgendes: „Das Verbindungsstück ist sehr eigenthümlich geformt, wie aus 2 vorn in eine Spitze zusammenlaufenden Hälften zusammengefügt, zwischen welche sich das Hauptstück scheinbar einfügt. Wahrscheinlich ist der starke Absatz am Ende der zwei Hälften in der That das Ende des Verbindungsstückes . . ."

Eine solche Zusammensetzung des Verbindungsstückes, wie sie Selenka gezeichnet, existirt jedoch nach meinen Beobachtungen nicht, sondern letzteres ist im Grossen und Ganzen so geformt, wie bei den übrigen Beutlern.

Der beschriebene Absatz entspricht, wie Waldeyer vermuthet, der Grenze zwischen Verbindungs- und Hauptstück des Schwanzes, wo der Centralkörperring lagert (Textfigur 3).

Trotz der grossen Verschiedenheit der Formen, welche die Spermienköpfe der bis jetzt untersuchten Beutler zeigen, haben sich dieselben doch nach demselben Modus entwickelt. Bei allen geht nach demselben Stadium, nämlich demjenigen, welches den Kern in einen quer zum Axenfaden gestellten eiförmigen Körper umgestaltet hat, die Bildung einer Längsfurche vor sich. Dieselbe entwickelt sich theils nur vom Ansatz des Axenfadens bis zum stumpfen Pole, geht theils noch über diese Insertionsstelle hinaus. Die einwärts gebogenen Ränder der Längsfurche werden beim Opossum und bei Metachirus zu freien Schenkeln, indem die Furche vom stumpfen Pole bis zum Axenfadenansatz in der Mitte durchbricht. Bei Phalangista und Phascogale dagegen bleibt die Längsfurche bestehen. Sie reicht bei Phalangista nur bis zur Insertionsstelle des Axenfadens, wächst bei Phascogale über diesen Punkt hinaus nach dem spitzen Pole zu, den sie jedoch nicht ganz erreicht.

Inbezug auf die im Laufe der Entwickelung stattfindende Drehung des Kopfes nimmt Phalangista eine allein stehende Stellung ein. Es finden, um es kurz zusammenzufassen, drei Drehungen um die Querachse des Kopfes statt. Die erste bringt den zum Axenfaden quergestellten Kopf in die Längslage, sie vollzieht sich allmählich in den letzten Stadien der 2. Periode. Die zweite stellt den Kopf wieder quer zum Axenfaden und tritt plötzlich am Ende der 3. Periode auf. Die dritte bringt den Kopf in die definitive Längslage zum Schwanzfaden. Sie vollzieht sich nach der Abstossung der Zellsubstanz in den Hodenkanälchen oder im Nebenhoden. Im letzteren habe ich nur die Längslage des Kopfes zum Schwanzfaden gesehen, in dem Lumen der Hodenkanälchen dagegen trifft man den Kopf nach der Zellsubstanzabschnürung quer, schräg, vereinzelt auch längs zum Schwanzfaden gestellt (Fig. 26).

Benda vermuthet, dass die Längsaxe des Kopfes bei Phalangista bei den lebenden Spermien senkrecht zur Geissel steht. Ich selbst habe im Nebenhoden, wie ich bereits oben erwähnte, den Kopf ausschliesslich in der Längslage zum Schwanze gesehen. Dass während der Bewegung eine Querstellung des Kopfes zum Axenfaden stattfinden soll, ist mir unwahrscheinlich.

Bei den von Fürst untersuchten Beutlern und bei dem von mir studirten Opossum findet nur eine Drehung des Kopfes um seine Queraxe statt. Dieselbe entspricht der von mir bei Phalangista als dritten beschriebenen, die erst nach Abstossung der Zellsubstanz erfolgt und den bis dahin quergestellten Kopf in die Längslage bringt. Fürst erwähnt sie bei Metachirus.

Eine Copulation zweier Samenfadenköpfe, wie sie Selenka zuerst beim Opossum gefunden hat, findet sich in meinen Präparaten (Schnitte durch den Nebenhoden) bei Phalangista nicht. Selenka giebt dagegen auch bei Phalangista an, dass die meisten der Samenfäden, welche der Scheide des Weibchens entnommen wurden, Zwillingszellen waren. Vielleicht findet die Copulation erst nach einem längeren Verweilen der Spermien im Nebenhoden oder erst im vas deferens statt.

Die Beobachtung Selenkas inbezug auf die Copulation der Spermienköpfe beim Opossum kann ich dagegen bestätigen. Und zwar fand ich dieselbe nur im Nebenhoden, während ich in

dem Kanallumen des Hodens nur Einzelspermien traf. Bei der Verfolgung der Genese des Spermienkopfes des Opossums fällt die Asymmetrie des Kopfbaues nach der Bildung der beiden Schenkel auf, die sich ungleich lang und verschieden geformt entwickeln. Durch die Aneinanderlagerung zweier Spermienköpfe, wie sie im Nebenhoden erfolgt ist, hat sich ein symmetrisch gebautes Gebilde zusammengesetzt. Es lagern sich nämlich die Spermienköpfe mit den kurzen geraden Schenkeln sowie mit den ihnen anliegenden Seiten des Vorderkopfes in der Medianebene aneinander. Die beiden langen Schenkel legen sich mit den beiden kurzen, die nach ihrer Vereinigung ein kolbenartiges Gebilde zeigen, in eine Ebene und werden zu den Aussenschenkeln des Zwillingsspermatozoons. Die Seitenränder des Vorderstückes bilden dann einen hufeisenförmigen Bogen (Bügel, Selenka, Textfigur 4). Ueber die physiologische Bedeutung der Copulation vermag ich nichts auszusagen.

Zusammenfassung.

Kern.

Der Kern plattet sich unter starker Reduktion seines Volumens zu einem quer zum Axenfaden gestellten, ovalen Körper mit einem zugespitzten und einem abgestumpften Pole ab. Es entwickelt sich durch Umbiegen der Ränder nach der Medianlinie eine Längsfurche aus, welche vom stumpfen Pole bis zum Ansatz des proximalen Centralkörpers reicht. Während dessen wird der Kopf um seine Queraxe um 90° gedreht (Fig. 15a—19) und in die Längslage zum Axenfaden gebracht, welche er bis zur Abstossung der Zellsubstanz beibehält. Kurz vor derselben geht er plötzlich durch eine zweite Drehung um seine Queraxe (Fig. 25) wieder in die quere oder senkrechte Stellung zum Axenfaden zurück, behält dieselbe nach Abstossung der Zellsubstanz in dem Lumen der Samenkanälchen eine Zeitlang bei: schliesslich wird der Kopf durch eine dritte Drehung um seine Queraxe aus der Quer- in die Längslage zum Schwanzfaden gebracht. (Fig. 26—28.)

Centralkörper.

Der distale Centralkörper wandelt sich in einen Centralkörperring und einen Knopf (distalen Centralkörperknopf) um.

Zwischen distalem Centralkörperknopf und proximalem Centralkörper tritt ein Verbindungsfaden auf. Der Ring wandert dem Axenfaden entlang und bildet die Grenze zwischen Mittel- und Hauptstück des Schwanzes.

Der proximale Centralkörper inseriert anfangs nicht in der Medianlinie des hinteren Kernpoles, sondern seitlich davon (Fig. 8, 10, 11) später auf einer der Längsseiten des Kopfes (Fig. 14c, 17c). Er nimmt an Volumen zu, ändert sich aber sonst nicht. Erst bei Beginn der Wanderung des Centralkörperringes streckt er sich in der Richtung des Axenfadens in die Länge und schnürt sich in zwei Knöpfe (proximale Centralkörperknöpfe) ab. Der hintere der beiden proximalen Centralkörperknöpfe wird dann dem Verbindungsfaden zwischen distalem Centralkörperknopf und proximalem Centralkörper entlang nach hinten verschoben, bis er den distalen Centralkörperknopf erreicht, an dem der Axenfaden inseriert.

Die Kopfkappe.

Die Kopfkappe entwickelt sich aus einem Bläschen des Idiozoms. Sie ist kein persistierendes Gebilde, sondern wird nach der Bildung der definitiven Kopfform abgestossen.

Die Schwanzmanschette.

Die Schwanzmanschette entsteht gleich nach der Anlagerung des proximalen Centralkörpers an den Kern an dem hinteren Kernpole. Sie inseriert zunächst an den Seitenrändern des Kerns (Fig, 12a), später an dem hinteren nach dem Kern zu eingebogenen Rande der Kopfkappe. (Fig. 14.) Bei Beginn der Wanderung des Centralkörperringes wird sie im Zusammenhange mit der Kopfkappe abgestossen.

Literaturverzeichniss.

Ballowitz, E. (91): Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugethierspermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Band 52.

v. Bardeleben, K. (96): Ueber Spermatogeneese bei Monotremen und Beutelthieren. Anat. Anzeiger, Bd. 12.

Benda, C. (91): Neue Mittheilungen über die Entwickelung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen (Histogenese der Spermatozoen). Verhandl. der Physiolog. Ges. Berlin. Jahrg. 1891 bis 1892.

Derselbe (97): Neuere Mittheilungen über die Histogenese der Säugethierspermatozoen. Verh. d. Physiol. Ges. Berlin. Jahrg. 1897.

Derselbe (98): Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. Vortrag, gehalten am 29. Juli 1898. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 97—98.

Broman, J. (1901): Ueber gesetzmässige Bewegungs- und Wachsthumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Centralkörper, Idiozomen und Kerne, Arch. f. mikr. Anat., Band 59.

v. Brunn, A. (84): Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwickelung bei Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Band 23.

v Ebner, V. (88): Zur Spermatogenese bei den Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat., Band 31.

Fürst, C. (87): Ueber Entwickelung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. Arch. f. mikr. Anat., Band 30.

v. Lenhossek, M. (97, 1): Ueber Spermatogenese bei Säugethieren. Vorl. Mittheil. v. 3. Apr. 97, Tübingen.

Derselbe (97, 2): Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Band 51.

v. Korff, K.: Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Band 54.

Meves, Fr. (97, 1): Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Vortrag, gehalten im physiolog. Verein zu Kiel am 8. Febr. 1897. Mittheilungen f. d. Ver. Schlesw.-Holst. Aerzte. Jahrg. 5 No. 5.

Derselbe (97, 2): Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Band 50.

Derselbe (97, 3): Zur Entstehung der Axenfäden menschlicher Spermatozoen Anat. Anz., Band 14.

Derselbe (98): Ueber das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfäden von Mensch und Ratte. Verh. der anat. Ges., Kiel 1898.

Derselbe (99): Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat., Band 54.

Moore, J. E. S. (94): Some Points in the Spermatogenesis of Mammalia, Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiologie, Band 11.

Niessing, C. (96): Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat., Band 48.

Schoenfeld, H. (1900): La spermatogénèse chez le taureau. Communication préliminaire. Bibliogr. anat. fasciël, année 1900.

Selenka, E. (87): Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere. IV. Heft.

Suzuki, B. (98): Notiz über die Entstehung des Mittelstückes der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz., Band 15.

Waldeyer, W. (1901): Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbelthiere, herausgegeben von O. Hertwig. 1. Kapitel.

Zur Kenntniss der Erythrocytenbildung.

Von

Selmar Aschheim, approb. Arzt

aus Berlin.

Dem Vorgange des Functionswechsels kommt in der Phylo- und Ontogenese eine hervorragende Bedeutung zu. Voraussetzung für diesen Vorgang ist erstens, dass am Aufbau eines Organs sich mehrere Gewebe betheiligen und zweitens, dass zum Fortbestand der Gewebe anhaltende Uebung nothwendig ist. Gelangt ein Organ unter veränderte Bedingungen, so kann das bisher functionirende Gewebe seine Thätigkeit einstellen, während andere Gewebe des betreffenden Organs, die bis dahin nur eine untergeordnete Rolle spielten, nunmehr zur Function gelangen und dem Organe einen neuen physiologischen Charakter verleihen können.

So verlieren die Visceralbogen, die bei den Fischen Träger der Kiemen sind, wenn letztere bei dem Uebergang zum Landleben verloren gehen, ihre bisherige Function und während ein Theil sich zurückbildet, übernimmt ein anderer Theil neue Functionen und liefert die Kiefer, das Zungenbein und die Gehörknöchelchen, welche trotz ihrer ganz anderen Functionen dieselben morphologischen Gebilde sind wie die Kiemenbögen. So fungiert ferner die Urniere bei den Säugern nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens als Excretionsorgan. Später tritt sie nach eingreifenden Rückbildungen in den Dienst der Geschlechtsorgane und wird zur Ausführung der Geschlechtsprodukte verwendet. Neben dem Functionswechsel spielt dann noch die Functionsübernahme eine wichtige Rolle in der Physiologie sowie Pathologie. Wir wissen ja, dass bei dem Verlust der einen Niere z. B. die Function derselben von der anderen mit übernommen wird, indem diese eine compensatorische Hypertrophie erfährt, die zum Theil auf Vergrösserung zum Theil auf Vermehrung des secernierenden Nierenparenchyms beruht und die so vollkommen ist, dass der Urin an Quantität der Flüssigkeit wie der festen Bestandtheile normale Beschaffenheit

zeigt. Aber auch ein unpaares Organ wie die Milz ist für den Körper nicht unentbehrlich. Auch ihre Function können andere Organe übernehmen. Es kann die Milz einmal überhaupt fehlen, eine Agenesie derselben kann vorhanden sein, ohne dass während des Lebens eine Störung irgend welcher Art nachweisbar wäre, ferner wird ihre Exstirpation, wie wir durch Experimente für das Thier, für den Menschen durch Operationen wissen, ohne jeden Schaden vertragen. Dabei hypertrophieren dann andere lymphatische Apparate infolge einer compensatorischen Wucherung. Hierbei handelt es sich hauptsächlich um eine Functionsübernahme; wie weit ein Functionswechsel noch hinzukommt, ist schwer zu entscheiden, da uns ja specifische Functionen der Milz, trotz der zahlreichen darüber angestellten Untersuchungen, doch noch immer wenig bekannt sind. Jedoch wenn einerseits die Milz vollkommen entbehrlich ist, so kann sie doch unter gewissen Umständen zu ihren alten Functionen noch neue hinzugewinnen, wie in neueren Arbeiten „über die myeloide Umwandlung" der Milz mitgetheilt wird. Diese Functionsübernahme betrifft die blutbildende Function der Milz, wie denn überhaupt als klassisches Beispiel für Functionswechsel und -übernahme die „blutbildenden" Organe in jeder Beziehung gelten können. Als blutbildende Organe bezeichnen wir diejenigen, die phylogenetisch oder ontogenetisch einmal die Fähigkeit besitzen, einen der beiden resp. beide zelligen Elemente des Blutes, also weisse oder rothe Blutkörperchen zu bilden. Als blutbildende Organe nur diejenigen zu bezeichnen, welche rothe Blutkörperchen bilden wie das manche Autoren wollen, ist entschieden nicht angängig, da die Beziehungen zwischen rothen Blutkörperchen oder vielmehr ihren Stammzellen, den kernhaltigen rothen Blutkörperchen, und weissen viel zu enge sind, als dass sich eine solche Definition rechtfertigen liesse. Sehen wir von den ersten Anfängen der Blutbildung in den Blutinseln ab und betrachten dieselbe erst zu einer Zeit, zu der ein Blutgefässsystem bereits entwickelt ist, so hätten wir als solche Organe für die Wirbelthiere folgende anzuführen[1]: das Knochenmark, den Lymphapparat, die Milz, ferner die Leber, die Blutgefässbahn selbst; ebenso kommt der Thymus eine Leukocyten bildende Function zu. Hinzuzufügen hätten wir dann

[1]) s. auch Pappenheim. Zeitschr. f. klin. med. Bd. 43.

noch die Nieren und die Spiralfalte des Darms, welche bei einigen Thieren mit in Betracht kommen. Auch die Beobachtungen von Saxer (40) gehören noch hierher. S. fand im Bindegewebe von Schaf- und Rindsembryonen Herde von Wanderzellen, aus denen embryonale rothe Blutkörperchen, ferner Riesenzellen und Leukocyten hervorgehen sollen. Die Bildung von körperlichen Elementen des Blutes würde demnach, wenn Blutbahnen und Herz erst angelegt sind, in multipel auftretenden Herden ausserhalb der Blutgefässe erfolgen und zwar von einer ungefärbten Stammform aus, der primären Wanderzelle. Durch Wanderung gelangen diese Elemente in die blutbildenden Organe, zu denen die Nabelblase neu hinzutritt. „Die blutbereitenden Organe stellen nur gewissermassen Sammelstellen derselben dar“ (Saxer).

Die oben angeführten Bildungsstätten für Blutkörperchen sind nun keineswegs gleichwerthig, sondern sie treten in ganz verschiedener Weise sowohl phylogenetisch wie ontogenetisch in Thätigkeit. Die einen können ihre hämatopoëtische Function vollständig und dauernd verlieren, andere können die schon verlorene Function in pathologischen Zuständen wieder erlangen. Besprechen wir nun kurz die einzelnen Organe mit Rücksicht auf diese Function.

Was zunächst das Gefässsystem selbst betrifft, so weiss man von den Knochenfischen (47), dass das Blut ursprünglich ein Serum ist, welches keine Blutkörperchen führt, was wahrscheinlich auch von allen Wirbelthieren gilt. Nachdem dann bei den Embryonen der Wirbelthiere längere oder kürzere Zeit die Circulation eines zellfreien Serums bestanden hat, tritt innerhalb kurzer Zeit in diesem eine grosse Menge von Blutkörperchen auf, Erythroblasten und Erytrocyten. Die Leukocyten gelangen erst in einem späteren Entwicklungsstadium in die Blutbahn. Zu einer bestimmten embryonalen Zeit finden wir dann also im Blute kernhaltige rothe Blutkörperchen, aus denen, wie wir ja wissen, bei den Säugern die kernlosen hervorgehen, ferner Leukocyten und dann Kerntheilungsfiguren sowohl in diesen wie in jenen. Es findet also im circulirenden Blute selbst unzweifelhaft zu gewissen embryonalen Zeiten und, wie wir noch sehen werden, auch bei manchen Thieren postembryonal, Hämatopoëtis, Blutkörperchenvermehrung, statt.

Die Betheiligung der Nieren an der Blutbildung hat Bizzozero für die Fische nachgewiesen und zwar fand er in dem lymphoiden Gewebe derselben, das bei den Fischen einen mehr oder weniger grossen Theil der Niere einnimmt, junge Formen rother Blutkörperchen und auch Kerntheilungsfiguren in diesen, wenn auch in spärlicher Anzahl.

Bei der Larve der zu den Cyclostomen gehörigen Pricke (Petromyzon) sah Ascoli (2) im interstitiellen Gewebe der Niere Bilder von indirekter Theilung in den Leukocyten. Bei demselben Thiere gelang es Bizzozero, im lymphoiden Gewebe der Spiralfalte des Darms Leukocyten in verschiedenen Stadien der Karyokinese zu treffen und er sieht daher die genannte Spiralfalte als hämatopoëtisches Organ an.

Auf die blutbildende Function der Leber während des embryonalen Lebens haben Weber (44), Kölliker (24), Wagner (45) schon früh die Aufmerksamkeit gelenkt. Neumann (30) und v. d. Stricht (43) fanden Gruppen kernhaltiger rother Blutkörperchen im Parenchym der embryonalen Leber.

Erythrocytenbildung in den Lymphdrüsen fand Grünberg (21) nach Entblutungen. Rindfleisch (38) beobachtete das Auftreten zahlreicher kernhaltiger rother Blutkörperchen in den Lymphdrüsen bei einem rachitischen Kind mit sklerosirtem Knochenmark.

Den meisten Thieren dient die Milz im embryonalen Leben als blutbildendes Organ, ihre Fähigkeit, Leukocyten zu bilden, bleibt ihr auch im postembryonalen Leben, soll aber nach Ehrlich (11) nicht erheblich sein. Was ihre Fähigkeit anlangt, neue Erythrocyten zu produciren, so gilt es nach Bizzozero (3, 4, 5) als sicher, dass sie diese Function dauernd bei den Fischen und Urodelen behält. Bei den höher stehenden Thieren ist diese Function der Milz theils bewahrt, theils hat sie dauernd aufgehört, schliesslich kann sie auch wieder unter besonderen Umständen erwachen.

Bei den Reptilien ist sie nach Bizzozero (3) an der Bildung der rothen Blutkörperchen nicht betheiligt. Derselbe Forscher hat mit Torre (4) zusammen bei den Vögeln (Taube, Fink, wilde Ente, Taucher, Sägetaucher, Krähe) niemals in der Milz Befunde erhoben, die mit einer Neoformation rother Blutkörperchen in Verbindung gebracht werden konnten.

Mannigfaltig sind auch die Angaben über dies Organ für die Säuger im postembryonalen Leben. Ehrlich (11) konstatirte kernhaltige rothe Blutkörperchen in der Milz bei Maus, Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen. Die Angabe, dass beim Kaninchen kernhaltige rothe Blutkörperchen in der Milz vorhanden sind, bestätigte Dominici (8) neuerdings, welcher fand, dass nach Entblutungen beim Kaninchen die Milz myeloide Function gewann. Bizzozero und Salvioli (6) hatten beim Kaninchen kernhaltige rothe nicht gesehen, sahen sie aber beim Hunde, wenn auch nur spärlich, ebenso wie dies Eliasberg (14) später fand, während Ehrlich angiebt, dass sie bei diesem Thiere physiologisch fehlen. Beim Menschen soll die Milz nach Ehrlich (11) ausser bei Leukämie keine kernhaltigen rothen Blutkörperchen enthalten.

Die Angaben über die Betheiligung der Milz an der Bildung rother Blutkörperchen sind also sehr wechselnd; bei

ein und demselben Thiere haben verschiedene namhafte Forscher abweichende Resultate erzielt.

Beim Knochenmark steht die hämatopoëtische Function inbezug auf weisse und rothe Blutkörperchen für alle in Betracht kommenden Vertebraten ausser Zweifel. Hier kommen Erythroblasten sowohl im embryonalen Leben vor, wie auch beim erwachsenen Thier, eine Entdeckung, die wir E. Neumann (31) verdanken und die Bizzozero (7) bestätigte. Auch Kerntheilungsfiguren finden sich hier. Bei Säugern, Vögeln, Reptilien und den schwanzlosen Amphibien fungirt das Knochenmark als hämatopoëtisches Organ.

Bis jetzt haben wir die Organe betrachtet, die hämatopoëtische Function normalerweise besitzen und dabei zugleich an einigen Beispielen gesehen, bei welchen Thieren ihnen dieselbe zukommt. Nunmehr wollen wir noch die Reihe der Thiere und zwar nur der Wirbelthiere mit Rücksicht darauf durchgehen, welche von den blutbildenden Organen überhaupt, also auch unter pathologischen Verhältnissen, z. B. bei künstlich erzeugter Anämie, sich in diesem Sinne thätig erweisen. Systematische Untersuchungen hierüber verdanken wir vor allem Bizzozero und seinen Schülern (4, 5), die in mehreren Arbeiten ihre Resultate niederlegten und an die wir uns im Folgenden wesentlich halten. Den Anstoss aber, die blutbereitenden Organe experimentellen Untersuchungen zu unterziehen, gaben die Arbeiten von Litten und Orth (25) die als die ersten durch Blutentziehungen beim Hunde es dahin brachten, dass das Knochenmark dieser Thiere, soweit es Fettmark war, sich wieder in functionelles d. h. blutbereitendes Mark verwandelte. Dieser ersten Untersuchung folgten dann zahlreiche andere und noch jetzt ist dieses Gebiet, das uns die genannten Forscher, veranlasst durch ihre Erfahrungen über den Sectionsbefund am Knochenmark bei perniciöser Anaemie, erschlossen haben, eines der fruchtbarsten der Hämatologie.

Was zunächst die Blutkörperchen bei der niedersten Klasse der Wirbelthiere betrifft, so weiss man vom Amphioxus, dass seine Blutkörperchen nicht den rothen, sondern den weissen Blutzellen der übrigen Wirbelthiere entsprechen und ist es wahrscheinlich, dass sie erst in einem späten Stadium der Ontogenese auftreten.

Für die Cyclostomen haben wir als Stätten der Blutbildung im Larvenstadium das interstitielle Gewebe der Niere und das lymphoide Gewebe der Spiralfalte des Darms für die weissen, für rothe und weisse Blutkörperchen aber das circulirende Blut kennen gelernt; Niere und circulirendes Blut sind auch für das erwachsene Thier hämatopoëtisch.

Bei den Fischen nun erhielt Bizzozero[1]) verschiedene Resultate. Er fand spärlich junge Formen im Blut und ebenso in der Milz, bisweilen jedoch reichlich, und dann besonders in letzterem Organ, die Theilungsfiguren waren spärlich. In dem lymphoiden Gewebe der Nieren junge Formen und auch spärlich Theilungsfiguren. Bei Thieren bei denen ein Aderlass vorgenommen war, fanden sich reichlich Mitosen in der Milz und der lymphoiden Portion der Niere. Das Blut der Fische nimmt nach Aderlässen gewissermassen wieder seine embryonale Constitution an.

Für die schwanzlosen Amphibien ist das Knochenmark die Bildungsstätte, während die Milz vollständig zurücktritt. Bei den Amphibien enthält das circulirende Blut stets eine Anzahl junger rother Blutkörperchen und Theilungsfiguren derselben, aber stets in kleinerer Zahl als die blutbildenden Organe selbst.

Bei den geschwänzten Amphibien besteht die Milz aus weissen Blutkörperchen und einer grossen Anzahl rother, namentlich der in Entwicklung begriffenen Formen. Bei ihnen verliert das Knochenmark alle hämatopoëtische Bedeutung. Die Milz ist die Hauptbildungsstätte der rothen Blutkörperchen.

Nun folgen die Reptilien. Bei den Sauriern besteht die Milz hauptsächlich aus Elementen, die zu der lymphatischen Varietät der weissen Blutkörperchen gehören, junge rothe Elemente sind nur spärlich. Im Knochenmark finden sich grosse weisse Blutkörperchen mit glänzenden Körnern und zahlreiche rothe jugendliche und Theilungsformen.

Bei den Cheloniern haben wir im Knochenmark denselben Befund, in der Milz und im Blut finden sich keine Kerntheilungsfiguren. Nach Entblutungen treten Kerntheilungsfiguren in rothen Blutkörperchen im Blute auf, nicht in der Milz.

Ebenso enthält die Milz bei den Ophidiern nur weisse

[1]) Bizzozero l. c. s. a. Ziegler (48).

Blutkörperchen und sehr spärlich in Theilung begriffene rothe, während sich das Knochenmark wie bei den anderen Reptilien verhält. Dieses also ist bei den Reptilien die Hauptbildungsstätte für rothe Blutkörperchen, wenig betheiligt sich das Blut selbst, fast gar nicht die Milz an der Bildung derselben.

Für die Vögel, soweit Bizzozero sie untersuchte (s. o.) hat die Milz weder normalerweise noch nach Entblutungen, sondern einzig das Knochenmark die Fähigkeit, rothe Blutkörperchen zu produciren. Feuerstack (18) indes kommt zu dem Resultate, dass bei Vögeln (Taube) die Milz an der Blutbildung betheiligt sei.

Was nun die Säuger anlangt, so findet sich hier zwar eine sehr ausgedehnte Literatur, aber diese betrifft fast immer wieder dieselben Thiere und dabei lauten die Angaben, wie schon erwähnt, vielfach widersprechend. Wir werden dem schon früher Gesagten wenig hinzuzufügen haben.

Es liegen besonders Untersuchungen für die Rodentier vor und zwar sind Kaninchen, Meerschweinchen und Maus auch hier untersucht.

Betreffs der Maus wissen wir durch Ehrlich (11), dass ihre Milz normalerweise kernhaltige rothe Blutkörperchen enthält, dasselbe gilt vom Kaninchen und ebenfalls, wenn auch spärlich, besitzt solche Zellen die Milz des Meerschweinchens (Foà). Nach Entblutungen nimmt die Zahl dieser Elemente in der Milz zu (Dominici [8], Zenoni [46]. Bizzozero [l. c.] u. A.).

Beim Kaninchen konnte Grünberg (21) nach Milzexstirpation in den Lymphbahnen der Lymphdrüsen kernhaltige rothe Blutkörperchen und solche in Theilung nachweisen.

Es sind dann noch die Untersuchungen an Hunden zu nennen. Eliasberg (14) fand bei erwachsenen Hunden schon in der normalen Milz kernhaltige rothe Blutkörperchen, deren Zahl sich nach Aderlässen steigerte. Denselben Befund konnten auch andere nach Entblutungen erheben.

Was nun den Menschen betrifft, so giebt Ehrlich das Auftreten von kernhaltigen rothen Blutkörperchen in der Milz nur bei der Leukämie zu, während Foà (19) 3 Fälle von Hämatopoësis rother Blutkörperchen in der Milz mittheilt, einen bei einer Frau, die an einer durch Uteruscarcinom hervorgerufenen Blutung zu Grunde ging, einen bei einem an ulceröser Proctitis durch Blutungen gestorbenen Manne und der dritte bei einem rachitischen Kinde, das infolge schwerer Anämie starb.

Auch in den Lymphdrüsen (38) sollen in einem Fall, bei dem durch Rachitis vollkommene Sklerose der Röhrenknochen eingetreten war, kernhaltige rothe sich gefunden haben.

Wir haben so eine Uebersicht über die Betheiligung der blutbildenden Organe bei den verschiedenen Thierklassen gegeben,

speciell anzugeben versucht, wie weit die einzelnen Organe zur Bildung der rothen Blutkörperchen bei den verschiedenen Thieren beitragen. Diese Uebersicht kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben, denn einmal bedürfen die Untersuchungen selbst noch sehr der Ergänzung, dann aber ist die ganze hämatologische Litteratur sehr zerstreut und es finden sich Angaben über das vorliegende Gebiet oft in Arbeiten, wo man sie nicht vermuthet und nur durch Zufall findet.

Gleichviel, das können wir aus dieser Uebersicht entnehmen, dass die Resultate betreffs der blutbildenden Organe keineswegs einheitliche sind. Thiere derselben Ordnung weisen inbezug auf die Betheiligung ihrer hämatopoëtischen Organe an der Blutbildung grosse Verschiedenheiten auf. Wenn wir eine Art uns aus der Thierreihe auswählen, um an ihr die Blutbildung unter normalen und pathologischen Bedingungen kennen zu lernen, so bedarf das wohl keiner besonderen Rechtfertigung. Dass wir aber hierzu die weisse Maus wählten, hat seinen Grund darin, dass an den Embryonen dieser Thiere sowohl Israel und Pappenheim ihre Studien machten, als auch Engel, und so unsere Untersuchungen des erwachsenen Thieres eine Ergänzung eventl. Bestätigung der Befunde dieser Forscher sein sollten, andererseits aber diese Thiere, wie wir das für unsere Versuche brauchten, sich leicht Blut in mehr oder weniger grosser Menge entnehmen lassen, indem man das Blut aus der angeschnittenen Schwanzspitze tropfenweise ausdrücken kann. Allerdings kann man hierbei die entnommene Blutmenge nur schätzungsweise angeben. Man thut gut, die ausgedrückten Tropfen auf Fliesspapier sich ausbreiten zu lassen, da man ihre Zahl dann leicht bestimmen und an der Grösse der sich bildenden Kreise die Gleichheit der einzelnen Tropfen ersehen kann. Untersucht wurden: Blut, Knochenmark, Milz und (Hals-)Lymphdrüsen und zwar das Blut auf Abstrichpräparaten unter den von Ehrlich angegebenen Kautelen, Knochen, Milz und Lymphdrüsen ebenfalls auf Abstrichpräparaten, indem mit den mit Pincette gehaltenen Organen (Milz und Lymphdrüse) und dem Knochen, dessen Mark durch die Pincette ausgedrückt wurde, über das Deckgläschen gestrichen wurde. Liess sich das Knochenmark nicht ordentlich ausdrücken, so wurde es mit der Platinnadel herausgenommen, und das Deckgläschen damit beschickt, erwies sich

das Knochenmark als sehr flüssig, so wurde ein Abzugpräparat vorsichtig, gerade wie beim Blute, gemacht.

Fixirt wurde zumeist 5—10 Min. in Alc. abs., seltener bei 108° eine Stunde lang in Hitze, gefärbt wurde meistentheils mit Hämatoxylin 5 Min., dann längere Zeit im Wasser abgespült, bis schöne Blaufärbung vorhanden war und nun das Blut mit verdünnter Eosinlösung 30 Secund. etwa gefärbt und abgespült, Milz, Knochenmark und Lymphdrüse kamen nach der Hämatoxylinfärbung mehrere Stunden in Eosin-Glycerin, wodurch eine sehr intensive Färbung der Eosin annehmenden Substanzen unter gleichzeitiger Vermeidung der Mitfärbung anderer Substanzen erzielt wurde.

Zur Granuladarstellung wurde mit Methylenblau-Eosin nach Leonor Michaelis's Modification, mit Romanowski'scher Farblösung ebenfalls in der von Michaelis' angegebenen Weise und mit Ehrlich's Triacid gefärbt.

Unsere Untersuchungen sollten uns zur Beantwortung folgender Fragen dienen:

1. Wodurch wird Polychromatophilie der rothen Blutkörperchen hervorgerufen?
2. Wo werden die rothen Blutkörperchen bei der erwachsenen Maus gebildet?
   a) um den physiologischen Zerfall zu decken;
   b) bei besonderer Inanspruchnahme der blutbildenden Organe.
3. Wie werden die rothen Blutkörperchen bei der erwachsenen Maus gebildet?

Wir geben nun zunächst unsere Befunde bei der normalen Maus an.

I. Blut.

1. Die rothen Blutkörperchen.

Die rothen Blutkörperchen sind einigermassen von gleicher Grösse. Einzelne von ihnen zeigen Polychromasie. Oefters findet man in einem rothen Blutkörperchen ein oder auch zwei kleine intensiv mit dem Hämatoxylin tingirte runde, seltener etwas ovale Körnchen, deren Grösse Schwankungen unterliegt. Diese Körnchen finden sich nicht nur in Blutkörperchen eingeschlossen und zwar sowohl central wie auch der Peripherie näher liegend, sondern sie kommen auch vollkommen frei vor. Oft sieht man um diese Körnchen einen weissen Hof; dieser zeigt sich sowohl um die in Blutkörperchen eingeschlossenen als auch um die freien Körnchen.

Die Körnchen zeigen starke Affinität zu Methylviolett, Methylenblau, Toluidinblau und waren bei allen untersuchten Thieren vorhanden.

2. Von den weissen Blutkörperchen wären zu nennen:
   a) polymorphkernige Leukocyten. Der Kern zeigt zumeist Ringform, seltener sind die Zellen, in denen er stark eingebuchtet ist;
   b) polymorphkernige Leukocyten, deren Kernstab dünner, zackiger und mannigfaltiger gewunden ist; er zeigt vielfach 8 Form oder Bretzelform; in dem Protoplasma finden sich constant 2, 3 oder 4 (centrosomenartige?) Gebilde, die punktförmig, wenn auch nicht alle von einer Grösse, sind, welche sich mit Alaunhämatëin intensiv färben;
   c) Lymphocyten mit grossem runden Kern, ganz schmalem Protoplasma; der Kern färbt sich mit Hämatoxylin nicht sehr intensiv;
   d) Lymphocyten mit etwas kleinerem Kern, der sich ganz intensiv mit Hämatoxylin färbt, wenig Protoplasma.

   Schliesslich finden sich:
   e) Lymphocyten mit etwas eingebuchtetem Kern und
   f) Uebergangszellen zu grossen mononucleären mit eingebuchtetem Kern;
3. finden sich Blutplättchen.

II. Lymphdrüse.

1. Kleine Lymphocyten, von der Grösse der rothen Blutkörperchen und darunter, mit intensiv gefärbten pyknotischem Kern;
2. Lymphocyten grösser als 1. mit zwar stark gefärbtem, aber nicht pyknotischem, sondern radiäre Chromatinstructur zeigenden Kern sehr schmalem, oft ganz undeutlichem Protoplasma.

NB. Ich will fortan alle Kerne, die diesen Bau zeigen, als Radiärkerne bezeichnen.

3. Zellen von verschiedener Grösse so gross wie 2. und doppelter, dreifacher ja noch bedeutenderer Grösse: Kern und Protoplasma sind nicht voneinander als

differenzirte Gebilde zu unterscheiden, sondern es erfüllt ein sich mässig stark mit Hämatoxylin färbendes Chromatinnetz die ganze Zelle und zeigt oft nur am Rande stärkere Färbung.

4. Grosse Zellen mit schwach blau gefärbtem Kern, an dem oft Polymorphie vorhanden oder angedeutet ist = Fresszellen, denn man findet in ihnen Einschlüsse von rothen Blutkörperchen und Kernbröckeln.

III. Milz.

1. Lymphocyten mit pyknotischen Kern und wenig oder gar nicht deutlichem Protoplasma.
2. Radiärkernige Lymphocyten. 1. und 2. wie 1. und 2. in den Lymphdrüsen.
3. Mononucleäre Zellen von verschiedener Grösse mit rundem oder ovalen, bisweilen auch polymorphen Kern; vielfach ist in diesen Kern und Protoplasma nicht scharf von einander getrennt, der Kern vielfach undeutlich. Sie enthalten oft Einschlüsse von Kernbröckeln und rothen Blutkörperchen, sind also vielfach Fresszellen.
4. Kernhaltige rothe Blutkörperchen:
   a) mit kleinem runden pyknotischen Kern und viel hämoglobinreichem Protoplasma.
   b) mit grossem, lockeren Kern — Radiärkern — und polychromatophilem Protoplasma, das nur als schmaler Saum den Kern umgiebt.
5. Finden sich Zellen wie 4a, deren Kern aber Rosettenform oder 8 Form, Einschnürungen und Abtrennungen einzelner Theile zeigt.
6. Die beiden Leukocytenformen (s. Blut 2a und b) aber letztere nicht in sehr grosser Menge.
7. Riesenzellen mit grossem blasigen Kern, der vielfach kolbige Fortsätze zeigt; das Protoplasma ist ausserordentlich reichlich. Die Grösse der Riesenzellen schwankt beträchtlich, oft finden wir Kerne, die nicht grösser sind als die grossen Formen der sub 3 erwähnten Zellen. Oft solche von 2- bis 3 facher Grösse. Im Protoplasma finden sich Einschlüsse von grösseren und kleineren Kerntrümmern und rothen Blutkörperchen. Es sind also diese Zellen ebenfalls Fresszellen. Diese Riesenzellen

in der Milz der Maus sind bereits von Hess beobachtet und beschrieben worden (Hess: Ziegl. Beitrg. Bd. 8);
8. kommen freie Kerne mit starker Pyknose, Kernbröckel in grosser Menge und körnchenhaltige Erythrocyten vor.

IV. Knochenmark.

1. Lymphocyten mit pyknotischem Kern wie in II und III.
2. Lymphocyten mit Radiärkern ebenfalls wie in II und III;
3. polymorphkernige Leukocyten mit Ringkern;
4. polymorphkernige Leukocyten mit Bretzelkern und Centralkörperchen ähnlichen Körnchen.

s. Blut 2a u. b

5. Grosse mononucleäre Zellen ähnlich denen in der Milz sub 3 beschriebenen mit Einschlüssen = Fresszellen.
6. Kernhaltige rothe Blutkörperchen ebenso wie in der Milz;
7. Riesenzellen wie in der Milz.
8. Kernbröckel, körnchenhaltige rothe Blutkörperchen.

Der wesentliche Unterschied zwischen Milz und Knochenmark ist die grosse Menge der Leukocyten (es sind die im Blutbilde unter 2a und b beschriebenen gemeint) im Knochenmark, gegenüber der geringen Anzahl in der Milz.

Was die Granula betrifft, so haben wir mit Sicherheit nur eosinophile gefunden und zwar in den Leukocyten mit Ringform, aber nicht in allen.

Das Fehlen der neutrophilen Granula ist nicht auffallend. Mit den gewöhnlichen Methoden sind sie nicht darstellbar. Auch Hirschfeld (23) hat bei der weissen Maus neutrophile Granula ganz vermisst; Ehrlich indessen giebt in der „Anaemie“ an, dass es Fr. Müller gelungen sei eine Methode zu finden, mit der er die neutrophilen Granula darstellen konnte: die Methode scheint aber noch nicht veröffentlicht zu sein.

Auffallend ist uns, dass wir in den geeigneten Präparaten nie Mastzellengranula fanden, da diese ja sicher bei der Maus beobachtet sind.

Von den weissen Blutkörperchen wollen wir im folgenden fast gänzlich absehen. Ihre Gruppirung und genauere Morphologie bedarf noch sehr der Ergänzung.

Von unseren Befunden haben wir hervorzuheben:
im Blut:

1. die Körnchen in den rothen Blutkörperchen und ausserhalb derselben;
2. die Polychromasie einzelner Körperchen im normalen Blut;

in der Milz:

1. die verschiedenen Formen der kernhaltigen rothen Blutkörperchen, besonders die mit Radiärkern und polychromatischem Protoplasma, sowie die mit zerschnürtem Kern und Kernbröckeln, die reichlich Protoplasma besitzen;
2. die vielen freien Kernbröckel und mehr oder weniger zerschnürte freie Kerne;
3. die beiden Arten von Fresszellen mit Kernbröckeln als Einschluss.

Die Riesenzellen gleichen denen des Knochenmarks vollkommen, sie fungiren wie diese als Fresszellen. Sie sind von Hess und Denys früher bereits gesehen worden.

An den kernhaltigen rothen Blutkörperchen des Knochenmarks lassen sich dieselben Typen unterscheiden wie in der Milz; auch die Fresszellen sind in zwei Formen vorhanden. Nur der Reichthum des Knochenmarks an Leukocyten mit Ring- und Bretzelkern bildet einen wesentlichen Unterschied gegenüber der Milz.

Kerntheilungsfiguren fanden sich in beiden Organen nur selten, die der weissen Blutkörperchen sind grösser als die der rothen, in denen sie wegen der Pyknose oft nur schwer als solche erkannt werden konnten. Auch Pappenheim (33) giebt an, dass im normalen erwachsenen Knochenmark der Säuger Mitosen so gut wie völlig fehlen.

Die oben aufgeworfenen Fragen wollen wir später im Zusammenhange beantworten und theilen deshalb erst die Resultate unserer Versuche mit.

In welcher Weise diese ausgeführt wurden, haben wir früher erwähnt. An Einzelheiten hätten wir nachzutragen, dass wir zumeist an Thieren untersuchten, die ein Gewicht von 13—22 gr. hatten, aber auch solche von 7—12 gr. mit in unsere Versuchsreihe aufnahmen. Es wurde den Thieren entweder an mehreren aufeinander folgenden Tagen kleine Blutmengen (20—40 Tropfen, je nach dem Körpergewicht) entzogen,

oder grössere Mengen (50, 75—100 Tropfen) an jedem dritten Tage und dann 2—3 Tage nach der letzten Blutentziehung das Thier getötet. Einmal wurde auch eine starke Blutentziehung 300 Tropfen ausgeführt, auf die das bald sehr matt gewordene Thier nach etwa 6—8 Stunden einging, ebenso wenig wurden grössere Blutentziehungen von 100 Tropfen an mehreren aufeinander folgenden Tagen vertragen. Das Blut wurde regelmässig am Tage nach jeder Blutentziehung untersucht.

Im Blute fanden wir nun bei den stärker entbluteten Thieren bereits am folgenden Tage, bei den weniger stark entbluteten nach 3—4 maliger Blutentnahme, eine stark ausgesprochene Makrocytose. Zugleich trat auch eine oft ausserordentlich reichliche oft weniger starke Polychromatophilie auf, die sich zumeist an den Makrocyten zeigte. Besonders deutlich trat diese hervor an mit Toluidinblau gefärbten Präparaten, die wir neben den Hämatoxylin-Eosin Präparaten regelmässig anfertigten, wobei wir jedoch den Hauptwerth auf die letzteren legten, gemäss der Vorschrift Ehrlich's. Ferner konnten wir nach einiger Zeit auch eine entschiedene Vermehrung der körnchenhaltigen Blutkörperchen finden; die Körnchen waren meist in den normal gefärbten Erythrocyten, doch hin und wieder auch in den Makrocyten; auch die freien Körnchen waren vermehrt. Die Grösse dieser Körnchen schwankte weit mehr als normaler Weise. Es fanden sich Körnchen von ziemlich beträchtlicher Grösse bis zur halben Grösse eines Erythroblastenkernes. Wirkliche kernhaltige rothe Blutkörperchen waren nur wenige Male mit Sicherheit zu constatiren. Die Makrocytose und Polychromasie war bei ein und demselben Thier an den verschiedenen Tagen nicht immer gleich ausgesprochen. Neben den Veränderungen der rothen Blutkörperchen sahen wir bisweilen Leukocytose und auch Vermehrung der Blutplättchen. Das Blut selbst war nach mehreren Entblutungen oft von wässeriger Beschaffenheit.

Betreffs der blutbildenden Organe haben wir an den Zellen der Lymphdrüsen keine wesentlichen Veränderungen bemerkt. An der Milz war makroskopisch eine Veränderung kaum wahrnehmbar. Mikroskopisch erschienen die kernhaltigen rothen Blutkörperchen vermehrt und zwar sowohl die mit pyknotischem wie radiärem Kern. Letztere zeigten ziemlich constant poly-

chromatisches Protoplasma. Kerntheilungsfiguren waren zwar vorhanden, aber nur wenige. Die Tochterkerne zeigten zumeist eine so starke Pyknose, dass es grösster Aufmerksamkeit bedurfte, die Mitosen zu finden. Die Erythroblasten mit pyknotischem Kern wiesen oft Rosettenform des Kernes auf, oft Zerbröckelung desselben in mehrere grössere und kleinere Bröckel, hin und wieder wurden auch solche mit zwei dicht nebeneinanderliegenden etwas verkleinerten Kernen gefunden. Ebenso sahen wir rote Blutkörperchen, die nur ein oder zwei Körnchen enthielten, oder neben diesen noch einen gröberen Bröckel. Auch freie Kerne mit Rosettenform oder Zerschnürungen waren zu bemerken, desgleichen freie Kernbröckel. Diese fanden sich auch in den kleinen Fresszellen und in den Riesenzellen. Das Bild war morphologisch gegen die Norm kaum verändert, nur quantitative Unterschiede machten sich geltend. Derselbe Befund war auch am Knochenmark zu erheben, Kernzerfallsfiguren wie in der Milz, Vermehrung der Erythroblasten, besonders einmal der radiärkernigen, deren Kerne nicht alle von gleicher Grösse waren sondern in der Grösse variirten, wie auch ihr Protoplasma bald mehr, bald weniger den Eosinton hervortreten liess. Kernteilungsfiguren der roten waren zwar im Knochenmark reichlicher als in der Milz, zeigten aber auch hier die Pyknose, wodurch sie sich von denen in den weissen Blutkörperchen unterschieden. Nur in einem Falle, bei einer Maus von $7^1/_2$ gr., der in 10 Tagen 220 Tropfen Blut entzogen waren, zeigten sie sich sehr reichlich und waren nur einzelne von ihnen pyknotisch, während an der Mehrzahl die Chromatinknäuel lockerer waren. Das Protoplasma dieser mitotischen Zellen war polychromatisch, so dass sie als Kernteilungsfiguren der radiärkernigen Erythroblasten wohl zu deuten waren. Diese selbst waren in reichlicher Menge vorhanden, und es erschien ihr Kern vielfach lockerer als in den übrigen Präparaten. Auch hier waren die Kerne in den pyknotischen Erythroblasten vielfach in Zerbröckelung wie auch freie kleine Kerne und Kernbröckel gefunden wurden.

Das wären die für unsere Aufgabe im wesentlichen in Betracht kommenden Versuchsergebnisse und wir kehren nun zu unseren Fragen zurück, um zu sehen, wie weit wir dieselben auf Grund unserer Resultate beantworten können.

Unsere erste Frage lautete:

Wodurch wird Polychromatophilie der rothen Blutkörperchen hervorgerufen?

Ehrlich (11, 12, 13) hat die Polychromatophilie zuerst beschrieben und sie als anaemische Degeneration bezeichnet; sie ist ausschliesslich am gefärbten Präparate erkennbar und kommt am Hämatoxylin-Eosinpräperate dadurch zur Anschauung, dass im Blute, bei dem diese Degeneration vorkommt, rothe Blutscheiben einen leisen Stich ins Violette zeigen, andere blauroth erscheinen, wieder andere, die am Ende der Reihe stehen, sind ziemlich intensiv blau gefärbt.

Nach Ehrlich deutet dies Verhalten den Farbstoffen gegenüber ein allmähliches Absterben der rothen Blutkörperchen und zwar der älteren Formen an, das zu einer Coagulationsnekrose des Discoplasmas führt, wobei sich dieses mit Eiweissstoffen belädt und dadurch die Fähigkeit erhält, sich mit Kernfarbstoffen zu verbinden. Gleichzeitig verliert das Discoplasma seine Fähigkeit, das Hämoglobin innerhalb seiner Grenzen zurückzuhalten und giebt es, entsprechend den Veränderungen, in immer erhöhtem Maasse an die Blutflüssigkeit ab. Damit verliert die Scheibe auch immer mehr die specifische Hämoglobinfärbung. Folgende Gründe sprechen nach ihm für den Degenerationscharakter.

1. Das Aussehen derjenigen Erythrocyten, die die höchsten Grade der Polychromatophilie aufweisen. Durch die Zerklüftung ihrer Begrenzungen erscheinen sie in der Auflösung begriffen, als ausgesprochenste Degenerationsform.

2. Die Thatsache, dass man sie im Thierexperimente z. B. durch Inanition in erheblicher Zahl im Blute auftreten lassen kann, also gerade in Zuständen, bei denen von einer Neubildung rother Blutkörperchen am wenigsten die Rede sein kann.

3. Die klinische Erfahrung, dass man nach acuten Blutverlusten beim Menschen schon innerhalb der ersten 24 Stunden diese Färbungsanomalie an zahlreichen Zellen beobachten kann, während man in dieser Frist noch keine rothen kernhaltigen Blutkörperchen findet.

4. Häufig lassen kernhaltige rothe Blutkörperchen, besonders Megaloblasten, die polychromatophile Degeneration erkennen Die Typen der normalen Regeneration, die Normoblasten sind für

gewöhnlich frei davon, ebenso auch die kernhaltigen rothen Blutkörperchen von Thieren.

Das Vorkommen von derartig veränderten Frythroblasten führt Ehrlich darauf zurück, dass diese Elemente bei schweren Schädigungen des Blutlebens nicht als normale producirt, sondern schon von Beginn an krankhaft verändert sind.

Dunin (10) bespricht in seinem Vortrag über „anaemische Zustände" ebenfalls die Polychromasie eingehend. Die Ehrlich'schen Anschauungen würden von Maragliano und Castellino (27) bestätigt, die diese Veränderungen einestheils für die Folge des Hämoglobinverlustes halten, andererseits für das Resultat der Degeneration des rothen Blutkörperchens, das in Affinität zu den alkalischen Farbstoffen tritt. Gegen Troje's Behauptung, die Polychromasie entstehe in Folge der Verflüssigung des Kerns im Protoplasma, wendet Dunin ein, dass die Polychromasie auch in Blutkörperchen vorkommt, die einen vorzüglich gefärbten Kern enthalten, und dass Askanazy und Schaumann sie sogar in Blutkörperchen fanden, deren Kern in Karyokinese begriffen war, wo also von Kernverflüssigung keine Rede sein konnte. Denselben Einwand müssen wir dann auch gegen Heinz (22) geltend machen, der Polychromasie durch Auflösung der chromatischen Kernsubstanz entstehen lässt, wenn er sagt, „bei den eben ausgebildeten kernlosen rothen Blutkörperchen ist durch kurze Zeit noch eine Andeutung vorhanden, dass in ihnen eine grosse Menge chromatischer Substanz aufgelöst ist, nämlich die Polychromasie." Die polychromatischen Zellen, die er bei Regeneration im Blute fand, sind nach seiner Ansicht jugendliche Formen. Dass Blaufärbung mit Methylviolett indessen auch ein Zeichen des Absterbens sein kann, bezweifelt er natürlich nicht.

Dunin selbst hat nun Polychromasie sehr häufig an den Normoblasten (bei Anaemie im Blute auftretenden) gesehen. Auch will er entgegen Ehrlich schon 24 Stunden nach der Blutentziehung kernhaltige rothe Blutkörperchen gesehen haben[1]). Deshalb erscheint ihm Gabritschewky's Auffassung, dass dieser Metamorphose meist junge, eben erst gebildete Blutkörperchen erliegen, gerechtfertigter, als die Ehrlich's, der diese Metamorphose nur an alten, rothen Blutkörperchen beobachtet haben will.

Nach Engel (15), der Polychromasie an kernhaltigen rothen Blutkörperchen im embryonalen Blute des Schweines fand, geht nicht ein orthochromatischer kernloser Erythrocyt in einen polychromatischen über, sondern beide Formen gehen durch allmähliches Abblassen zu Grunde. Im embryonalen Blut und in den Blutbildungsorganen des Embryos giebt es sowohl orthochromatische als auch polychromatische kernhaltige Blutkörperchen, aus denen die orthochromatischen resp. polychromatischen kernlosen hervorgehen. Was nun das Verhältniss der polychromatischem kernhaltigen zu den orthochromatischen betrifft, pflichtet Engel Ehrlich bei, dass die kernhaltigen Zellen mit polychromatischen Protoplasma degenerirte Zellen seien,

[1]) Dr. L. Michaelis hat, wie er mir mittheilte, nach Magenblutungen ebenfalls polychromatophile Normoblasten im Blute auftreten sehen.

die entweder durch allmähliche Veränderungen aus orthochromatischen kernhaltigen hervorgegangen sind oder, wie es in der embryonalen Leber des Schweins der Fall zu sein scheint, die gleich mit polychromatisch verändertem Protoplasma gebildet werden. Im extrauterinen Leben finden sie sich im Knochenmark regelmässig. Engel hat dann auch die zerklüftete lappige Begrenzung, wie sie Ehrlich angiebt, an kernhaltigen und aus ihnen hervorgegangenen kernlosen Erythrocyten und polychromatischem Protoplasma im embryonalen Leben gesehen. — Das Auftreten bei Inanition erklärt er folgendermassen:

„Unter normalen Verhältnissen reichen die in geringer Menge sich bildenden orthochromatischen kernhaltigen rothen Blutkörperchen des Knochenmarkes für den Ersatz der sich regelmässig abbrauchenden normalen orthochromatischen Erythrocyten aus und die polychromatischen kernhaltigen rothen Blutkörperchen entwickeln sich durch allmählich zunehmenden Verlust des degenerirten Protoplasmas zu andern Zellen. Gehen plötzlich sehr viele normale Blutkörperchen des Blutes zu Grunde, so sind die im Augenblicke im Knochenmark vorräthigen orthochromatischen kernhaltigen rothen nicht imstande, genügende Reserve zu schaffen, und die plötzlich eingetretene Anämie ist Veranlassung, dass die, wenn auch degenerierten, so doch durch ihren Besitz von Hämoglobin im Nothfall zum Athmen verwendbaren polychromatischen Erythrocyten zur Aushülfe ins Blut gelangen und erst aus demselben wieder verschwinden, wenn genügend orthochromatische gebildet sind.

Engel's Anschauungen erscheinen doch sehr unwahrscheinlich und Pappenheim (34) erkennt Engel's Behauptung, dass die polychromatischen Zellen als besondere Art gegenüber den orthochromatischen Zellen zu betrachten seien, nicht an. Nach Pappenheim ist Polychromasie zumeist Begleiterin der Jugendlichkeit der Zelle, aber kein Ausdruck derselben, da sie auch Begleiterin der Degeneration sei. Sie ist der Ausdruck relativer Hämoglobinarmuth, richtiger des Vorhandenseins eines basophil-cyanophilen, wenig dichten Protoplasmas, das sich sowohl bei jugendlichen wie bei degenerierten Blutkörperchen als das Substrat, in das das Hb. eingelagert ist, findet. Bei ersteren ist die relative Hb.-armuth primär präformirt, bei letzteren durch Auslaugung des Hb. oder sonstwie acquiriert, so dass das zuvor verdeckte cyanophile Protoplasma wieder zum Vorschein kommt.

Dominici (9) folgert aus seinen Beobachtungen bei zwei früh gebornen Foeten:

In den Fällen, wo Polychromasie vorhanden ist, stellen die abnorm gefärbten rothen Blutkörperchen eilig gebildete Elemente dar, in welchen der Kern vor der gewöhnlichen tinctoriellen Umwandlung ausgestossen würde.

Unsere Ergebnisse über diesen Punkt sind folgende:

Zunächst einmal sahen wir Polychromasie in Milz und Knochenmark sowohl normalerweise wie nach Entblutungen an denjenigen kernhaltigen Blutkörperchen, die einen nicht pyknotischen, sondern aufgelockerten radiären Kern zeigten und nur

wenig Protoplasma besassen. Diese Zellen sind die Jugendformen der kernhaltigen rothen Blutkörperchen, denn die Jugendkerne haben ein lockeres Chromatingerüst, während Kernpyknose eine Eigenschaft gealterter Kerne ist; von diesen Zellen zu denen mit pyknotischem Kern sahen wir zahlreiche Uebergänge, Zellen mit mehr und mehr verdichtetem Kern und reichlicherem, mehr durch Eosin tingirten Protoplasma. Diese Jugendformen der rothen Blutkörperchen, die Polychromasie aufwiesen, können wir nicht als degenerierte betrachten, da wir vielfach Kerntheilungsfiguren in polychromatophilem Protoplasma sahen, normale Theilungsfähigkeit der Kerne aber nicht einer dem Untergange bestimmten Zelle zukommt. Wir müssen also diese Färbeeigenthümlichkeit auf den Mangel, auf ein Nochnichtvorhandensein der Eosin aufnehmenden Substanz, i. e. des Hämoglobins, beziehen, so dass die Hämatoxylin oder basische Farbstoffe aufnehmende Grundsubstanz, deren Vorhandensein wir in den völlig gereiften normalen Zellen durch das Prävalieren des Hämoglobins färberisch nicht zum Ausdruck bringen können, hier in den Vordergrund tritt.

Nun sehen wir ferner im Blute der Versuchsthiere nach Entblutungen ausserordentlich zahlreiche polychromatische Erythrocyten und zwar waren dies meistens grosse Blutkörperchen, Makrocyten. Dass nach Blutverlusten die Erythrocyten grösser werden, haben wir auf Wasseraufnahme in dieselben zurückzuführen, der grössere Wasserreichthum der Erythrocyten aber dürfte die Folge der Hydrämie sein. Diese Hydraemie bringt nun nach Ehrlich einen Theil der Erythrocyten und zwar die empfindlichsten zur schnellen Abnutzung. Auch eine wirkliche Hämoglobinarmuth dieser Blutscheiben durch Uebertritt des Haemoglobius in die Blutflüssigkeit kommt noch hinzu. Ob nun auch von den blutbildenden Organen schon hämoglobinarme Blutkörperchen abgegeben werden, diese Frage vermögen unsere Befunde nicht zu entscheiden. Jedenfalls können wir die Polychromasie nach Entblutungem als eine Folge des Hämoglobinmangels ansehen, der sich vielleicht paart mit einer durch die andern gleichzeitig am Blute sich einstellenden Veränderungen (i. e. Hydrämie) hervorgerufenen Degeneration. Die Polychromasie, die normalerweise im Blute sich findet, erklären wir durch die Annahme, dass es sich um untergehende, degenerierte (physiologische Abnutzung) Blutkörperchen handelt.

Unsere erste Frage hätten wir also dahin zu beantworten, dass Polychromasie ein Zeichen des Hämoglobinmangels ist. Hierbei ist es gleichgiltig, ob das Hämoglobin in den jugendlichen Zellen noch nicht gebildet, oder in alten Blutkörperchen ausgelaugt ist, auch Degeneration kann sie hervorrufen, indes ein eindeutiges Kriterium für Degeneration ist Polychromatophilie nicht.

Wir kommen nunmehr zu unserer zweiten Frage, wo die rothen Blutkörperchen bei der weissen Maus postembryonal gebildet werden und zwar:

a. um den physiologischen Zerfall zu decken,

b. bei besonderer Inanspruchnahme der blutbildenden Organe.

Nach unseren Befunden sind Knochenmark und Milz die Stätten, wo die rothen Blutkörperchen normalerweise und nach grossen Blutverlusten gebildet werden. Hauptbildungsstätte ist das Knochenmark; hier finden sich am meisten Kerntheilungsfiguren. Die Lymphdrüsen betheiligen sich an der Bildung der rothen Blutkörperchen nicht.

Nicht so einfach ist unsere dritte und letzte Frage zu beantworten: Wie werden die rothen Blutkörperchen bei der erwachsenen Maus gebildet?

Wenn auch immer wieder Arbeiten auftauchen, in denen nachzuweisen gesucht wird, dass rothe Blutkörperchen auf andere Weise entstehen können, so vermögen diese doch nichts an der von E. Neumann festgestellten Thatsache zu ändern, dass die kernhaltigen rothen Blutkörperchen die Vorstufen der kernlosen sind, und dass diese aus jenen dadurch entstehen, dass der Erythroblast seinen Kern verliert. Auch darüber können wir kaum mehr im Zweifel sein, dass die rothen Blutkörperchen mit pyknotischem Kern und viel hämoglobinreichem Protoplasma hervorgehen aus denen mit Radiärkern und haemoglobinarmen Protoplasma. — Auch wir konnten von diesen zu jenen Uebergangsformen sehen und bei besonderer Reaktion der blutbildenden Organe, speciell des Knochenmarks auf den durch die Entblutung gesetzten Reiz zeigten sich die Mitosen besonders in den rothen Blutkörperchen mit lockerem Kern, denen die Radiärform des Kerns im Ruhezustande entspricht. — Woher diese ihren Ursprung nehmen, diese Frage wollen wir hier nicht anschneiden.

Für uns handelt es sich jetzt darum: Wie verliert das rothe Blutkörperchen seinen Kern?

Die Litteratur über diese Frage ist ausserordentlich umfangreich. Pappenheim hat sie in sorgfältigster Weise in seiner Dissertation gesammelt und gesichtet. Wir können hier nur kurz die wesentlichsten Punkte aus den Angaben der einzelnen Autoren wiedergeben.

Zunächst, welche Möglichkeiten der Entkernung sind überhaupt vorhanden?

Es kann der Kern

1. in toto ausgestossen werden,
2. in Bröckel zerfallen und diese ausgestossen werden,
3. in toto innerhalb der Zelle aufgelöst werden,
4. in Bröckel zerfallen und diese werden innerhalb der Zelle aufgelöst.

Also prinzipieller Unterschied besteht zwischen Kernausstossung und Kernauflösung in der Zelle. Beide Ansichten werden von namhaften Forschern vertreten und finden sich auch in der neuesten Litteratur.

Rindfleisch (38) hat die Lehre von der Ausstossung des Kernes in toto begründet, er sah an Zupfpräparaten (bei Zusatz physiologischer Kochsalzlösung) von Knochenmark, Erythroblasten mit excentrischem Kern, solche mit aus der Zelle herausragendem Kern und wieder andere, in denen der Kern nur noch mittelst eines Protoplasmafadens mit der Zelle in Verbindung stand. Der schliesslich vollkommen frei gewordene Kern sollte durch den ihn noch umgebenden Protoplasmarest sich wieder zum Erythroblasten ergänzen. Dieser Ansicht, dass der Kern ausgestossen werde, schliesst sich dann auch Bizzozero an. Van der Stricht (43) ist ebenfalls der Ansicht, dass die rothen Blutkörperchen im embryonalen Leben durch Kernausstossung entstehen und zwar nachdem sich das Chromatin des Kerns verdichtet hat, und er manchmal in einzelne Stückchen zerfallen ist. Engel (16, 17) will Stadien der Kernausstossung auch am fixirten Präparat im Blute von Schweineembryonen gesehen haben. Seine Abbildungen haben indess nichts Beweisendes und werden von Pappenheim (35) als Kunstprodukte angesehen. Albrecht und Maximow sind, wie wir noch sehen werden, ebenfalls Anhänger der Kernausstossung.

v. Kölliker (24) sprach zuerst die Meinung aus, dass der Kern in der Zelle zu Grunde gehe, indem er immer kleiner werde; die gänzliche Auflösung liess sich nicht beobachten, stellte sich namentlich auch nicht in der Weise dar, dass er in ein kleines Häufchen Körner zerfiel, die dann eines nach dem andern resorbiert würden, es sei denn, man wolle die Einschnürung und das Zerfallen in 2—4 sehr kleine runde, dicht beieinander liegende Körperchen hierher rechnen.

Neumann (30, 31, 32) betrachtet als Uebergangsfiguren von kernhaltigen zu kernlosen rothen Blutkörperchen solche Zellen, in denen eine auf Zerfall hinweisende Umwandlung des Kerns oder nur Kernrudimente sichtbar sind. Die ursprünglich scharfe Kernbegrenzung werde unscharf, der Rand oft eingekerbt, oder es lösten sich vom Kerne einzelne Theile los. Als letzte Vorstufen der kernlosen rothen Blutkörperchen findet er gefärbte Zellen, die nur ein einzelnes oder ein paar kleine mattglänzende, meistens etwas eckige Körnchen enthalten. Auch im Leukaemieblut fand er alle Phasender Kernmetamorphose von einem scharf begrenzten glänzenden Körperchen zu kleinen, unscheinbaren matten Körnchen, indem sich in den homogenen, blassgelben Zellen entweder ein farbloser runder oder eingeschnürter Kern oder mehrere Körnchen (Kernreste) zeigten. Die runden und eckigen Gebilde, wie sie Kölliker an Stelle des Kernes beobachtete, seien nichts Anderes als Kernreste, wie aus ihrem optischen Verhalten Essigsäure-Wirkung und Tinction mit Kernfärbemitteln hervorgehe. Dieses gelte nicht nur für embryonales Leberblut, sondern auch für postembryonales Knochenmark. Im Marksafte finden sich mehr oder weniger rothe Blutzellen ohne scharfcontourierte Kerne, an welchen dieselben vielmehr gewissermassen in Zerbröckelung begriffen seien, da sie am Rande eingekerbt sind oder sich einzelne Theile von ihnen abgelöst haben; schliesslich fanden sich Zellen, welche nur einzelne oder ein einziges Körnchen von dem Aussehen der Kernsubstanz einschlössen. Nach ihm kommt die „Umbildung der kernhaltigen rothen Blutzellen in kernlose dadurch zustande, dass der Kern allmählich im Innern der Zelle schwindet oder aufhört, als ein von dem gefärbten Zellleib besonders differenzirter Körper zu existieren."

Die von Rindfleisch gesehenen Bilder des Kernaustrittes, sind nach ihm Kunstprodukte, entstanden durch Zerzupfen und Zusatz von Kochsalzlösung, die nicht indifferent sei; die oblongen Verziehungen, die Excentricität der Kerne seien durch Druck entstanden.

Die freien Kerne, die er ebenso wie Rindfleisch gesehen hat und zwar in der embryonalen Leber, deutet er als sich dort bildende Erythroblasten.

Recklinghausen (39) schliesst sich der Köllikerschen Ansicht an.

Löwit (26) will gleichfalls den intracellulären Kernschwund beobachtet haben, doch weisen Ehrlich und Neumann seine Beobachtungen zurück, indem ersterer die Methodik Löwit's zur Darstellung der Kerne als ungeeignet bezeichnet, letzterer die von Löwit beobachteten gekernten rothen Blutkörperchen als Kunstprodukte durch die bestimmte Behandlungsweise in unausgebildeten rothen Blutkörperchen erzeugt, ansieht.

Ehrlich (11), der an gefärbten Trockenpräparaten untersuchte, nimmt beide Arten der Entstehung an, und zwar lässt er für die Megaloblasten Kernauflösung, für die Normoblasten Kernausstossung gelten; denn er kann in Blutpräparaten, bei deren Herstellung jeder Druck vermieden worden ist, eine ununterbrochene Serie von Bildern zusammenstellen, die zeigt, wie der Kern des Erythroblasten die Zelle verlässt, um schliesslich als freier Kern zu imponieren, während er für die Megaloblasten die ununterbrochene Reihe von Megaloblast mit völlig intaktem Kern durch alle Stadien der

Karyorrhexis und -lysis hindurch bis zum Megalocyten konstruieren konnte. Auch Schmidt (42) hat das Vorhandensein freier Kerne constatiert, aber er konnte die Uebergangsstadien nicht nachweisen. Er hält auch den Kernschwund für möglich.

Eliasberg (14) der die kernhaltigen rothen Blutkörperchen in der Milz von Hunden untersuchte, nachdem er ihnen zuvor einen Theil dieses Organs exstirpiert und dann Entblutungen vorgenommen hatte, constatirte an mit Saffranin gefärbten Präparaten Kernauflösung, die von der Peripherie nach dem Centrum fortschreitet und sich darstellt durch matte Kernfärbung. Denselben Befund erhob Freiberg (14a) an den dazu gehörigen Knochenmarkspräparaten, die er mit Hämatoxylin färbte.

Pappenheim (36) und Israel (37) untersuchten:

1. frische, durch keinerlei Zerzupfung, Druck oder Zusatzflüssigkeit in ihrer Form alterierte, nur durch Neutralroth gefärbte Blutzellen der embryonalen Maus;

2. die mit ihrer Umgebung, dem Gewebe, im natürlichen Zusammenhang gelassenen Zellen, wie es durch Schnittpräparate ermöglicht wird;

3. fixierte, aber in ihrer Structur und äusserer Gestaltung möglichst konservierte Zellen.

Das Neutralroth in 1. löste sich erst im Blutplasma und färbte dann die absterbenden Kerne. Pappenheim konnte dabei Uebergangsstufen von Kernen, die den Farbstoff intensiv aufnahmen, zu solchen, in denen er nur noch als diffuser matt hellbräunlicher Schatten wahrnehmbar war, auffinden. Freie Kerne sah er nicht, ebenso bekam er nie den Prozess der Kernausstossung zu Gesicht. Setzte er Kochsalzlösung zu, so konnte er die von Rindfleisch gemachten Beobachtungen Punkt für Punkt bestätigen.

Seine Bilder der diffusen Kernschatten in ihrem allmählichen Uebergang zu kernlosen Erythrocyten sieht er als einen Ausdruck der Entkernung an.

Auch an seinen Schnittpräparaten hat er nun Abnahme der Färbbarkeit an jungen Normoblasten und jungen Erythroblasten beobachtet. Freie Kerne hat er, wenn auch nicht in grosser Menge, ebenfalls gesehen. Kernzerbröckelung so wie sie Neumann sah, fand er nicht.

An Deckglaspräparaten fand er Bilder von Kernzerfall und Kernschwund, aber nicht wie Neumann als Kernzerbröckelung, sondern so wie sie für Kerndegeneration beschrieben werden.

Die Kerne nun, die schwinden, sind nach Pappenheim nur alte oder kranke, d. h. physiologisch oder pathologisch degenerierte, lebensschwache. Die Entkernung kommt so zu stande, dass entweder pyknotische (d. s. die gealterten) Kerne der Karyolysis (Auslaugung) anheimfallen oder dass die Karyolysis zusammen mit Karyorrhexis die Kerne befällt, wobei man aber nicht einen Kernzerfall, so wie Neumann ihn beschreibt, beobachten kann, sondern so, wie er von den neuern Forschern über Kerndegeneration als Kernzerfall und Kernschwund angegeben wird (Klebs, Flemming, Heidenhain, Arnold, Schmaus, Pfitzner). Pappenheim findet nun:

I. reine Pyknose
   a. Kerne klein und rund
   b. Kerne gross und unregelmässig.

II. reine intranukleäre Karyorrhexis mit Imprägnation der Kernwand, centraler Anhäufung von Nuclein und radiären Verbindungsfäden zwischen beiden. (Sie bezeichnet er wegen der Erscheinung des optischen Querschnitts als „Radform".)

III. Combinationen mit Karyolyse:
   a. Pyknose: Kern anfangs scheinbar durchlöchert, mit kleinsten Vacuolen versehen, wird allmählich bläschenförmig; schliesslich schwindet auch das auf die Membran projicierte Nuclein, zurückbleibt nur der diffuse Schatten des achromatischen Kerngerüstes, bis auch dies schliesslich schwindet.
   b. Karyorrhexis: Ausgangsform ist die Radfigur, aus der durch Karyolyse fortgeschwemmt wird.
      1) Teile der Speichen, und schliesslich alle Speichen
      2) Das Chromatin am Reifen.

IV. Kerndegenerationen, welche die Grenze der Kernwand überschreiten:
   a) Kernknospung.
   b) Directe Teilung.
   c) Doppel- und Mehrkernigkeit.
   d) Kernsprossung.
   e) Vielkernigkeit durch gestörte Mitosen und versprengte Chromosomen.
   f) Infiltration des Cytoplasmas durch Chromatinpartikelchen

Zwischen diesen Formen mannigfache Uebergänge.

Die freien Kerne, die Pappenheimr geschen hat, deutet er als entstanden dadurch, dass das Protoplasma durch eine Art moleculären Zerfalls nach und nach von ihnen geschwunden sei und sie sind demnach nicht der Ausgangspunkt einer Entwicklungsreihe, sondern der schliesslich übrig bleibende Rest einer degenerirenden absterbenden Blutzelle.

Masslow (28) steht auch auf der Seite derer, die Entkernung durch Kernschwund in der Zelle annehmen. Er findet bei jungen und erwachsenen Tieren im Knochenmark und in der Milz Erythroblasten, deren jüngste Form sich durch besondere Grösse auszeichnet, wobei der Kern die Hauptmasse ausmache. Die weitere Entwicklung dieser primitiven Bildungszellen besteht in der allmählichen und gleichmässigen Verkleinerung der Dimensionen des Kerns, so dass seine Form unverändert bleibt. Im Laufe der Zeit wird auch die Zelle selbst kleiner, aber nicht in dem Maasse wie der Kern, so dass letzterer stets von einem verhältnissmässig breiteren protoplasmatischen Saume als in dem frühesten Entwickelungsstadium umgeben ist. Parallel mit der Verkleinerung des Kerns vergrössert sich die Färbekraft desselben, dann wird der Kern, dessen Chromatin bis dahin noch radiäre Anordnung zeigte, noch kleiner und homogen; er erscheint als kleiner homogener mit Hämatoxylin gefärbter Kreis; seine Form ist regelmässig rund, die Contouren sind scharf ausgeprägt. Dieser Kern nun unter-

liegt einem endgiltigen Zerfall, auf welchen dessen gänzliches Verschwinden folgt. Er zerfällt in zwei bis drei oder mehrere Fragmente, deren weiteres Schicksal scheinbar das ist, dass sie im Protoplasma aufgelöst werden, wofür der Umstand spricht, dass zuweilen Elemente vorkommen, die alle charakteristischen Eigenschaften vollkommen ausgebildeter Erythrocyten besitzen, in ihrem Protoplasma aber besondere Einschlüsse enthalten, die eine unregelmässige Form haben, an Grösse und Menge verschieden sind, durch Hämatoxylin schwach aschgrau gefärbt werden, zuweilen nehmen sie dieselbe Farbe an, wie das Protoplasma der Erythrocyten. Neben den blassen, gräulichen Einschlüssen beobachtet man punktförmige durch Hämatoxylin dunkel tingirte Gebilde. Diese Erythrocyten haben noch verhältnissmässig bedeutende Grösse. Uebrigens zeigt der Kern nur selten keine Erscheinungen von Chromatolyse, derselbe atrophiert dann scheinbar allmählich und wird infolge von Verlust der Chromatinsubstanz immer blasser, dabei die runde Form beibehaltend. So hat Masslow Elemente beobachtet, deren runder Kern stark verkleinert und durch Hämatoxylin sehr schwach, aber gleichmässig auf der ganzen Strecke gefärbt ist. Er beobachtete auch 4—5 grobe Körnchen, in den roten Blutkörperchen, aber ausschliesslich in den blutbildenden Organen.

Aehnlich äussert sich Heinz (22) der durch Blutgifte die roten Blutkörperchen zerstörte und an den blutbildenden Organen seine Studien machte. Nach ihm findet der Uebergang von Erythroblasten zu Erythrocyten in der Weise statt, dass das Protoplasma der Bildungszelle an Mächtigkeit und Intensität der Färbung zunimmt, der Kern an Grösse abnimmt, seine Structur verliert und sich allmählich auflöst; diese Vorgänge scheinen sich sehr rasch abzuspielen, woher es kommt, dass die Zwischenformen gegenüber den Erythroblasten und Erythrocyten einen geringen Procentsatz ausmachen.

Albrecht (1) indessen fand in keinem Falle Bilder, welche auf ein allmähliches Untergehen der Kerne, Unfärbbarwerden und endlich Auflösung derselben zu schliessen erlaubten, obwohl sie sich mit den von ihm verwandten Methoden (Fixation in Sublimat, Färbung mit Ehrlich-Biondi) an anderen Orten mit aller Sicherheit beobachten liessen, so dass er für seine Untersuchungsobjekte (Knochenmark von Kaninchen und Meerschweinchen) die Kernresorption als nicht zutreffend bezeichnen kann. Nach seinen Bildern kommt er zu dem Schluss, dass der Kern ausgestossen werde. Für den Mechanismus der Kernausstossung kann weder eine aktive Beweglichkeit der Kerne angenommen werden, noch auch eine rein mechanische Auspressung seitens des Zellleibes, wie das Heidenhein will, der ebenfalls zu den Anhängern der Lehre von der Kernausstossung gehört und die Möglichkeit der Ausstossung der Kerne dadurch erklärt, dass diese nur in die interfiiaren Räume eingeschoben wären.

Maximow (29) arbeitete an demselben Material wie Israel und Pappenheim, hat aber an Trockenpräparaten Uebergangsbilder von kernhaltigen zu kernlosen wie die genannten Autoren, nicht erzielen können.

Er beobachtete in den pyknotischen Kernen hellere Stellen, wahrscheinlich vacuolenartige Lücken, beobachtete, dass die Oberfläche des Kerns

eckig wird, und dass sich sogar von der Hauptmasse des Kernes kleine ebenfalls dunkel gefärbte Partikelchen loslösen und dann neben dem Kerne im Protoplasma liegen. Erythroblasten mit abgeblassten sich nicht mehr färbenden Kerne sah er ebensowenig wie Erythroblasten mit in Haufen zerfallenden allmählich abblassenden und verschwindenden Kernen. Er fand freie Kerne mit geringem oder vollständig fehlendem Protoplasmasaum, besonders will er auch Stellen gefunden haben, die offenbar gerade während der Ausstossung des Kernes fixirte Erythroblasten darstellten.

Nach dieser Litteraturübersicht kommen wir nun zu unseren eigenen Beobachtungen. Wir haben in unseren Präparaten niemals kernhaltige rote Blutkörperchen gefunden, in denen die Kerne sich nicht intensiv mit Hämatoxylin gefärbt hätten. Niemals Uebergangsformen von Erythroblasten mit pyknotischem intensiv gefärbtem Kern, zu solchen mit weniger stark gefärbtem Kern und schliesslich kernlosen Blutkörperchen. Es können uns diese Bilder nicht entgangen sein, da wir kurz vorher diese Erscheinung bei dem Menschen in einem Fall von Anaemie mit Sicherheit festgestellt hatten und uns die Bilder daher bekannt waren. Wir haben aber zahlreiche kernhaltige rote Blutkörperchen in Milz und Knochenmark gesehen, in denen Veränderungen am Kerne eingetreten waren, derart, dass er Einkerbungen, Rosettenform und Abschnürungen zeigte, und dass er in gröbere Bröckel zerfallen war. Wir haben auch gröbere Bröckel zu mehreren oder vereinzelt, ebenso auch feinere Körnchen in den roten Blutkörperchen dieser Organe gefunden, und trafen schliesslich sowohl im cirkulierenden Blute, wie auch in grösserer Anzahl nach Entblutungen diese feinen Körnchen an. Sie zeigten sich hier sowohl in normalen Blutkörperchen als auch in gequollenen. Dies die Veränderungen in den Zellen selbst. Die verschiedenen von Pappenheim angegebenen Veränderungen der Kerne konnten wir nicht constatieren, an dem Zerfall des Kerns in einzelne Teile vermochten wir keine besondere Regelmässigkeit festzustellen. Ausserhalb der Zellen fanden wir in Knochenmark und Milz erstens freie Kerne, dann aber in beiden Organen: die Kernbröckel in sehr grosser Menge ausserhalb der Zellen gelegen und ferner von Fresszellen aufgenommen. Die Körnchen wie sie sich in roten Blutkörperchen fanden, kamen auch frei im Plasma vor. Da wir nun von groben Kernbröckeln zu diesen Körnchen alle Grössenübergänge sahen, so halten wir uns dazu berechtigt, diese als Kernreste zu betrachten. Auch das

Verhalten gegen Farbstoffe spricht dafür. Hämatoxylin nehmen sie ebenso intensiv an wie die pyknotischen Kerne, desgleichen Methylen- und Toluidinblau. Solche Körnchen sind ja schon vielfach beobachtet. Schmauch (41) sah sie in den roten Blutkörperchen der Katze schon normalerweise vorkommend; er sah sie als kleine punktförmige Körperchen, kleiner als die feinsten Granula der Leukocyten und ausserdem grössere, rundlich oder unregelmässig geformte, Kreuzform- auch Hantelformgebilde, die sich deutlich mit Methylviolett färben. (Auch unsere Körnchen thaten das.) Die wahren endoglogulären Körperchen hält er für Kernreste.

Heinz (22) erzielte solche sich mit Methylviolett färbenden Körnchen durch Blutgifte und hält sie für abgestorbenes Protoplasma.

Ob unsere Körnchen bei der Maus denen der Katze gleich zu setzen sind, vermag ich nicht zu sagen, da ich Katzenblut nicht untersuchte.[1]) Ebensowenig kann ich einstweilen sagen, in welchem Verhältnisse sie zu denen durch Blutgifte hervorgerufenen stehen. Für die Entkernung ergaben unsere Beobachtungen und Experimente nun:

1) sehr häufig in den kernhaltigen roten Blutkörperchen mit pyknotischem Kern, Figuren von Zerfall in gröbere Bröckel;
2) diese Zerbröckelung bis zu einem gewissen Grade des Zerfalls vorgeschritten: Körnchen, doch nie Stäubchen wie Litten, Strauss, Grawitz sie bei Anaemie fanden.
3) rote Blutkörperchen, die ein oder zwei Körnchen enthielten innerhalb der Blutbahn und Körnchen frei im Plasma;
4) in der Milz und im Knochenmark freie pyknotische Kerne; Kernbröckel in grosser Menge in den beiden Arten Fresszellen von Milz und Knochenmark.

Wir können also nach unserem Befunde mit Sicherheit sagen, dass bei der erwachsenen weissen Maus der Kern der roten Blutkörperchen in den blutbildenden Organen intracellulär zerfällt, dass die Kernbröckel zum grössten Teile die Zelle ver-

[1]) Auch die von Grawitz in Blutkörperchen der Maus bei besonderer Behandlung der Tiere erzielten Körnchen scheinen nicht mit den von uns gesehenen identisch zu sein.

lassen und wohl in den Fusszellen zu Grunde gehen. Hierfür spricht einmal das Vorkommen der Kernreste in den blutbildenden Organen an Stellen, an denen sich kein rotes Blutkörperchen befand, dafür spricht ferner auch ihr Vorkommen in den Fresszellen.

Wir sind nach alledem zu dem Schluss gelangt, dass ein Modus der Entkernung bei der erwachsenen Maus der ist, dass der Kern in Bröckel innerhalb der Zelle zerfällt und diese die Zelle verlassen. Die Bröckel bei diesem Zerfall haben verschiedene Grösse, nie sind sie stäubchenförmig, oft ziemlich gross, bisweilen aber ist am Kerne der beginnende Zerfall nur durch Einkerbungen angedeutet. Sehen wir freie Kerne ausserhalb der Zelle, die wir als Erythroblastenkerne ansprechen müssen, so haben wir sie als untergehende Kerne zu betrachten. Die Fähigkeit, neue Zellen zu bilden, die Engel ihnen zuspricht, kommt ihnen keineswegs zu.

Wenn wir nun intracelluläre Kernauflösung wie sie andere Autoren beobachteten und färberisch zum Ausdruck brachten, nicht feststellen konnten, so wollen wir deren sonstiges Vorkommen nicht leugnen. Wir müssen annehmen, dass bei der Blutbildung zur Erreichung ein und desselben Zieles mehrere Wege eingeschlagen werden, wobei Alter und Tierspecies, ferner pathologische Einflüsse eine bestimmende, uns nicht bekannte Rolle spielen.

Zum Schlusse erfülle ich die angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Litten, Chefarzt des städtischen Krankenhauses Berlin, Gitschinerstr., für die Anregung zu dieser Arbeit, das Interesse, das er ihr entgegenbrachte, meinen ergebensten Dank auszusprechen. Herzlichen Dank auch schulde ich Herrn Dr. Leonor Michaelis, I. Assistenzarzt an obigem Krankenhause, für die vielen Ratschläge, die er mir für die Arbeit gab, für das Interesse, das er für dieselbe zeigte, die Besichtigung der Präparate und die Bereitwilligkeit, mir stets in allen Fragen Auskunft zu erteilen.

Literaturverzeichniss.

1. Albrecht: Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. und Physiol. München 1895. Bd. 11, 1.
2. Ascoli: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 53.
3. Bizzozero: Virch. Arch. Bd. 95, 1884.
4. Bizzozero u. Torre: Centralbl. f. d. med. Wiss. 1880 und 1882.
5. Dieselben: Moleschots Untersuchung Bd. 12.
6. Bizzozero u. Salvioli: Moleschots Untersuchung Bd. 12.
7. Bizzozero: Gaz. med. Ital.-Lombard 1868 No. 46, 1869 No. 24.
8. Dominici: Arch. d'anatomie et de pathol. exper. 1911, Heft 1.
9. Derselbe: C. R. Soz. Biol. Par 1899 cit. nach Hoffmanns Schwalbe.
10. Dunin: Ueber anaemische Zustände: Volkmannsche Vorträge N. F. 135.
11. Ehrlich-Lazarus: Die Anaemie. Bd. 1.
12. Ehrlich: Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie des Blutes.
13. Ehrlich: Ueber schwere anaem. Zustände, XI. Congr. f. innere Med. 1892.
14. Eliasberg: I. A. Diss. Dorpat. 1893.
14a Freiberg: I. A. Diss. Dorpat. 1893.
15. Engel: Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 54.
16. Derselbe: Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 42, 44.
17. Derselbe: Virch. Arch. Bd. 135.
18. Feuerstack: Zeitschrift f. wiss. Zool. 1883.
19. Foà: Internat. Beitrag für Virchows Festschrift. 1891.
20. Gabritschewsky: Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmak. 1891, Bd. 28.
21. Grünberg: I. A. Diss. Dorpat 1891.
22. Heinz: Zieglers Beiträge zur Pathol. Anat. 1901.
23. Hirschfeld: I. A. Diss. Berlin. 1897.
24. Kölliker: Zeitschr. f. ration. Medic. IV. 1846.
25. Litten u. Orth: Berl. klin. Wochenschr. 1877.
26. Löwit: Wiener Sitzungsber. 1887. Bd. 95.
27. Maragliano u. Castellino: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 21.
28. Masslow: Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 51.
29. Maximow: Arch. f. Anatom. u. Physiol. 1899.
30. Neumann: Arch. f. Heilkunde. Bd. 15.
31. Derselbe: Berl. klin. Woch. 1868, Centralbl. f. med Wissensch. 1868, Arch. f. Heilkunde, 10.
32. Derselbe: Arch. f. Heilkunde, 10, 11, 12, 15. Zeitschr. f. klin. Med. III. 1881. Virchow's Arch. 119.
33. Pappenheim: Virchow's Arch. 1900, Bd. 160.
34. Derselbe: Virchow's Arch. 145, 157. Zeitschrift f. klin. Medic. Bd. 43.
35. Derselbe: Arch. f. Anat. u. Physiol. 1899.
36. Derselbe: I. A. Diss. Berlin. 1895.
37. Pappenheim u. Israel: Virch. Arch. Bd. 143.
38. Rindfleisch: Arch. f. mikr. Anatomie. 1880. Bd. 17. Virch. Arch. 121, 1890.

39. v. Recklinghausen: Allgem. Pathol. des Kreislaufs. 1883.
40. Saxer: Ctrlbl. f. allgem. Path. u. path. Anat. 1892.
41. Schmauch: Virchow's Arch. Bd. 156.
42 Schmidt: Zieglers Beiträge. 11, 1892.
43. v. d. Stricht: Mémoire couronné: Liège 1891. Arch. de Biol. Tome 12
44. Weber: Zeitschr. von Henle u. Pfeuffer. Tome 4. 1846.
45. Wagner: Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Blutes. 1838.
46. Zenoni: Virch. Arch. Bd. 139.
47. Ziegler H. E.: Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 30.
48. Derselbe: Bericht der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg. 1889.

Das braune Fettgewebe bei schweizerischen und deutschen Nagern und Insektivoren.

Von

Max Auerbach.

Hierzu Tafel XVI und XVII.

Vorliegende Arbeit stammt aus der zoologischen Anstalt der Universität Basel. Anlässlich einer Untersuchung der Speicheldrüsen von Myoxus muscardinus bemerkte ich in ihrer Umgebung am Halse feingelappte, braunrote Organe, die sich auch in der Achselhöhle und auf dem Rücken zwischen den Schulterblättern wiederfanden. Beim Nachsehen in der Litteratur und nach histologischen Untersuchungen stellte es sich heraus, dass die gefundenen Gebilde zu den sogen. Winterschlafdrüsen oder, wie sie Hammar (88) in seiner Arbeit nennt, zum „braunen Fett" gehörten. Nach einer eingehenden Besprechung mit meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. Zschokke beschloss ich, die Gebilde weiter zu verfolgen, und sie zum Gegenstande eingehender Untersuchungen zu machen.

Schon ihre Bezeichnung als „Winterschlafdrüse" legte es mir nahe, womöglich alle schweizerischen und deutschen Winterschläfer darauf hin zu untersuchen; als ich aber die gleichen Gebilde auch bei nicht winterschlafenden Tieren fand, war es mir klar, dass es meine Aufgabe sein müsste, alle Nager und Insektivoren auf das Vorkommen des Organes zu untersuchen, besonders, da es anderen Winterschlaf haltenden Tieren fehlte.

So entwickelte sich dann nach und nach folgender Plan, nach welchem meine ganze Arbeit ausgeführt wurde: Es handelt sich darum, eine möglichst grosse Zahl winterschlafender und nicht winterschlafender Tiere zu untersuchen und die gefundenen Resultate zusammenzustellen. Die Untersuchungen müssen sowohl makroskopisch anatomisch als auch mikroskopisch geschehen: sie müssen zu den verschiedensten Jahreszeiten angestellt werden, als vor, während und nach dem Winterschlaf. Es sind alte und junge Tiere, Männchen und Weibchen, sowie auch Embryonen zu berücksichtigen.

Der Zweck der makroskopischen Untersuchung ist der, die genaue Topographie an Hand von Beschreibungen und Zeichnungen zu geben, während die verschiedenen histologischen Methoden über den feineren Bau des Organes Aufschluss geben sollen. Ferner habe ich die Absicht, eine möglichst vollständige Zusammenstellung der gesamten Litteratur, die über dieses Thema vorhanden ist, zu geben.

Eine wesentliche Erleichterung zur Erreichung dieses Zweckes bot mir die Arbeit von Hammar (88) „Zur Kenntniss des Fettgewebes." In ihr ist bereits der grösste Teil der Litteratur angeführt und besprochen. Auch möchte ich gleich an dieser Stelle bemerken, dass ich in Allem zu genau den gleichen Resultaten kam wie der angeführte Autor, obgleich ich zur Zeit meiner Untersuchungen seine Abhandlung noch nicht kannte. Es dürfte dies vielleicht ein Beweis sein, dass wir beide richtig beobachteten.

Um das mir gesteckte Ziel auch nun einigermassen erreichen zu können, bedurfte es eines sehr umfangreichen Materials. Die Beschaffung desselben war teilweise mit sehr grossen Schwierigkeiten und Kosten verknüpft. Es ist mir daher eine sehr angenehme Pflicht, folgenden Herren meinen besten Dank auszusprechen für die Freundlichkeit, mit der sie mir viele, z. T. sehr wertvolle Tiere verschafften, es sind dies die Herren Prof. Dr. R. Metzner, Prof. Dr. J. Kollmann, Prof. Dr. H. K. Corning, Dr. phil. K. Wolffhügel, Dr. phil. E. Riggenbach, mein Onkel Dr. J. J. Koch und Alfred Bourcart.

Ferner statte ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. Zschokke meinen herzlichsten Dank ab, für sein Interesse und die vielen freundlichen Unterstützungen, die er mir während der ganzen Dauer meiner Arbeit entgegenbrachte.

Zu besonderem Danke bin ich auch Herrn Prof. Dr. R. Metzner verpflichtet, der mit grossen Opfern an Zeit und Mühe einige Operationen an lebenden Tieren für mich ausführte und mir in freundlichster Weise nach seiner eigenen Methode eine grosse Zahl feinst histologischer Präparate herstellte (92.)

Durch freundliche Ratschläge teils histologischer teils anderer Art unterstützten mich ferner die Herren: Prof. Dr. J. Kollmann, Prof. Dr. H. K. Corning, Prof. Dr. R. Burckhardt, Prof. Dr. H. Griesbach, Dr. phil. K. Wolffhügel und Prof. Dr. G. v. Bunge, letzterer hauptsächlich durch genaue

Litteraturangaben, die Physiologie des Winterschlafes betreffend. Ihnen allen an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank.

Nachstehend bringe ich die Liste der im Laufe von 2 Jahren von mir untersuchten Thiere.

I. Nager.

1. Mus decumanus 4 Stück. — 2. Mus decumanus (schwarzweisse Abart) 17 Stück. — 3. Mus rattus 4 Stück. — 4. Mus musculus 3 Stück. — 5. Avricola agrestis 3 Stück. — 6. Myoxus muscardinus 10 Stück. — 7. Myoxus nitela 6 Stück. — 8. Sciurus vulgaris 2 Stück. — 9. Lepus cuniculus 4 Stück. — 10. Cavia cobaya 7 Stück. — 11. Arctomys marmota 2 Stück. — 12. Cricetus frumentarius 1 Stück.

II. Insektivoren plus Fledermäuse.

13. Erinaceus europaeus 6 Stück. — 14. Tupaia ferruginea 1 Stück. — 15. Talpa europaea 12 Stück. — 16. Lepus timidus 1 Stück. — [1]) 17. Cynopterus marginatus 3 Stück. — 18. Vespertilio mystacinus 2 Stück. — 19. Rhinolophus affinis Horsfeld 1 Stück.

III. Andere Säugetiere.

20. Dasypus novemcinctus (Embryo) 1 Stück. — 21. Wiesel 1 Stück. — 22. Marder 1 Stück. — 23. Felis domestica (Erwachsen) 1 Stück. — 24. Felis domestica (Embryonen) 6 Stück. — 25. Meles taxus 1 Stück. — 26. Menschl. Embryonen 2 Stück.

Also im Ganzen 26 verschiedene Arten und in Summa 102 verschiedene Individuen. Unter diesen sind 9 Arten sicher Winterschläfer, während ich von den europäischen Fledermäusen nicht angeben kann, ob sie ein dem Winterschlaf ähnliches Stadium durchmachen.

Von den citierten Thieren hielt ich selbst im Winterschlafe: 1 Murmelthier, 3 Igel, 1 Gartenschläfer und 4 Haselmäuse. Diese Thiere wurden während der ganzen Dauer des Schlafes wöchentlich genau kontrollirt und erhielten von dem Moment des Einschlafens bis zu ihrer Tötung nach dem Schlafe absolut keine Nahrung.

Ehe ich nun auf die eigentlichen Untersuchungen eingehe, sei es mir gestattet kurz über die Methoden zu referieren, nach denen ich meine Präparate herstellte.

Die oberflächlich gelegenen Teile des braunen Fettes legte ich einfach durch Spaltung und Abpräparierung der Haut frei, dieinder Tiefe gelegenen Teile durch Abtragung der Thorax- und Bauchdecken. Um auch gute topographische Bilder bei ausgewachsenen Thieren zu erhalten, zerlegte ich eine

[1]) Nachträglich noch untersucht.

Ratte, nachdem sie in einem Kältegemisch steif gefroren war mit der Säge in eine Reihe von Querschnitten. Zwei fast ausgetragene Meerschweinchenföten zerlegte ich auf die gleiche Art in Sagittal- und Horizontalschnitte. Ferner stellte ich Mikrotomschnitte durch die vordere Körperhälfte einer ausgewachsenen Haselmaus her. Die hier angewandte Technik habe ich in einer Arbeit: „Die Unterkieferdrüsen von Myoxus muscardinus" Revue suisse de Zoologie Bd. 8. 1900 p. 45 angegeben.

Für die histologischen Untersuchungen wandte ich verschiedene Verfahren an. Kleine Theile des lebensfrischen Organes ausgewachsener Thiere wurden fixiert in: heissem Sublimat, Pikrinsäure-Sublimat, Pikrin-Salpetersäure, Formol-Pikrinsäure, 1%iger Osmiumsäure, Altmann'scher Lösung, einer besonderen Methode von Herrn Prof. R. Metzner (92) und Formol-Müller. Die Embryonen fixierte ich meist in Pikrinsäure-Sublimat und einige in heissem Sublimat. Als Entkalkungsflüssigkeit verwendete ich Chromosmiumsalpetersäure nach Prof Dr. R. Burckhardt und schwache Salzsäure.

Die Färbung geschah mit Hämatoxylin (oder Hämalaun) Eosin. Alauncochenille, Säurefuchsin und Sudan III. Ein Theil der Präparate wurde nicht gefärbt. Herr Prof. Dr. R. Metzner hatte die Freundlichkeit, mir eine ganze Anzahl von Serien nach einer eigenen Methode zu färben (92), er stellte mir auch in liebenswürdigster Weise äusserst feine Mikrotomschnitte von 1,5—2 μ Dicke her.

Die meisten Präparate wurden in Paraffin eingebettet und dann später in Canadabalsam eingelegt; ein Theil der ungefärbten Präparate aber kam in Paraffinum liquidum. Die für die Sudan III-färbung bestimmten Stücke, die in Formol-Müller fixiert waren, wurden mit dem Gefriermikrotom geschnitten und in Glycerin aufbewahrt. Alle Präparate wurden mit einem Mikroskop von E. Leitz untersucht, und die Zeichnungen vermittels eines Zeichenoculares angefertigt.

Meine ganze Arbeit habe ich nach folgendem Plane aufgebaut. Zuerst möchte ich versuchen eine historische Skizze über alle bis jetzt über den Winterschlaf und die mit ihm zusammenhängenden sogen. Winterschlafdrüsen existierenden Abhandlungen zu geben, seien es nun anatomische, histologische oder physiologische. Hierauf folgt dann eine makroskopisch anatomische Behandlung aller von mir untersuchten Thiere, an welche sich dann einige embryologische und histologische Untersuchungen anschliessen sollen.

I. Historischer Teil.

Es ist eine schwierige Aufgabe, der ganzen Litteratur, die schon über den Winterschlaf und ähnliche Erscheinungen existiert, nachzugehen. Die beste und bisher ausführlichste Zusammenstellung und teilweise Besprechung derselben fand ich in

Hammar's (88) schöner Arbeit. Durch ihre Litteraturangaben wurde mir die grosse Mühe erspart, nach und nach auf die Abhandlungen der alten Autoren vorzudringen. Da Hammar (88) nicht selbst Gelegenheit hatte, die älteren Werke durchzulesen, mussten ihm natürlich die dort citierten älteren und gleichzeitigen Abhandlungen entgehen. Auch ich hatte anfangs wenig Hoffnung, mich in die ersten Beschreibungen über mein Thema vertiefen zu können. Wider Erwarten aber erfuhr ich die angenehme Enttäuschung, von unserer Basler Universitätsbibliothek in der liebenswürdigsten Weise fast alle älteren, Hammar (88) unzugänglichen Schriften zugestellt zu bekommen.

Da diese älteren Abhandlungen doch immerhin zu den Seltenheiten gehören und nicht jedem, der sich mit unserem Stoffe beschäftigen möchte, zugänglich sein können, halte ich es für angebracht, die verschiedenen Arbeiten der älteren Autoren, die sich auf den Winterschlaf beziehen und auch das braune Fett behandeln, hier näher zu besprechen und wichtige Stellen aus ihnen im Citat anzuführen. Zum Schlusse dieses Teiles dürfte sich dann ein kurzer, zusammenfassender Ueberblick über die Ansichten, die zu den verschiedenen Zeiten über unser Thema herrschten von selbst ergeben.

Die älteste mir zugängliche Notiz über den Winterschlaf und das braune Fett stammt von Georg Hieronymus Velsch (1) in seiner Arbeit: „Anatome muris alpini". Velsch (1) secierte ein Murmeltier, und in seiner Beschreibung der Anatomie desselben sagt er folgendes über die Thymus des Tieres: „ . . . thymum autem pulmonibus adsitum, juxta arteriam asperam, plane eiusdem cum illis magnitudinis." Er hielt, wie fast alle älteren Autoren, die Anlage des braunen Fettes für die Thymus, eine Annahme, die sich ja bald als unrichtig erweisen sollte. Ueber das Vorkommen des Organs an anderen Stellen des Körpers scheint ihm noch nichts bekannt gewesen zu sein.

Etwas später, im Jahre 1686 erschien eine Arbeit von Joh. Jak. Harder (2), ebenfalls betitelt: „Anatome muris alpini", in welcher bereits etwas mehr gesagt wird. Harder (2) scheint das braune Fett auch schon an anderen Stellen des Körpers aufgefallen zu sein, denn er sagt: „Habet etiam usum suum dorsi caro glandulosa eumque nobilem, materiae viae oleaginosae, sulphureae in pinguedinem deincepps transcuntis secretionem paulatinam, eiusmodi etiam in abdomine, et pellem inter et musculos copiose sequestrato, imo tantum non ibi in certas quasi vesicuals reconditur, quod aestivo tempore ubi pabulo saginantur, animadvertere est facilius, quam hyemali, cum per plusculum tempus dormierunt; tunc enim illa sensim funditur, perque vasa convenientia resorbetur, profluere, nec escam pariter accomodatam, vel sapidam praebent, quod etiam de cochleis sui tempore

demonstrabimus." Es scheinen ihm also schon Anhäufungen des braunen Fettes zwischen der Muskulatur und im Abdomen aufgefallen zu sein; auch konstatiert er eine Verschiedenheit desselben im Sommer und Winter. In der gleichen Notiz sagt er noch bei der Section zweier Murmeltiere, die sich im Winterschlafe befanden: „In utriusque sectione praeter modo nominatas partes plurimas glandulas mammarias aemulantas, in dorso cervicem versus conspicati fiumus." Diese Angabe trifft vollkommen für einen am Halse gelegenen Teil des braunen Fettes zu.

Weitere eingehende Beschreibungen giebt F. G. Sulzer (6) in einer Abhandlung: „Versuch einer natürlichen Geschichte des Hamsters." Er nennt unser Organ „Drüsen" und beschreibt seine Lage in der Achselhöhle, auf dem Rücken und am Halse. Ferner erwähnt er, dass gleiche „Drüsen" bei der Ratte vorkommen; auch giebt er eine Beschreibung der Gefässversorgung des braunen Fettes.

Auf Seite 42 § 14 sagt er wörtlich: „Von den Drüsen: Die Drüsen überhaupt sind gross und zahlreich. Die Ohrendrüsen unter den Armhöhlen und um den Hals, sind so weit ausgedehnt, dass sie sich wenigstens alle untereinander berühren Es findet sich ausser diesen noch eine andere auf dem Rücken, in der Vertiefung zwischen beyden Schulterblättern, welche ebenfalls bey der Ratte zu sehen; sie ist ansehnlich, bisweilen über einen Zoll lang und einen halben breit, und in der Mitte zwo bis drey Linien dicke, denn nach ihrem Rande zu wird sie dünner. Sie besteht aus zween nahe an einander liegenden Teilen, welches dem ersten Ansehen nach nur aussieht, als wenn die Drüse der Länge nach nur eine Furche hätte, man kann sie aber mit geringer Mühe auseinanderziehen und die wenigen zellichten Fasern, dadurch sie verbunden ist, abtrennen, bis man auf den Grund kommt, wo zwischen der fünften und sechsten Ribbe an der linken Seite des Rückgrads die Gefässe durchkommen. Die Ader ist Verhältnissweise gross, da in ihrem Stamm auch die mehresten Adern der Rückenmuskeln zusammenlaufen; ihre beyden grössten Aeste erhält sie von diesen Drüsen, sie geht hierauf durch die Muskeln zwischen den Ribben durch, und ergiesst sich in die Ader ohne Paar, welche hier auf der linken Seite des Rückgrades herauf kommt; die Pulsader ist kleiner und kommt aus dem herabsteigenden Stamm der grossen Pulsader, wo sie mit der Blutader die Ribbenmuskeln durchbohrt und sich in dieser Drüse verteilt, auch den Rückenmuskeln einige Aeste giebt. Die Rückendrüse ist mit den unter den Armhöhlen gelegenen, durch verschiedene kleinere Drüsgen, die unter dem Schulterblatte weggehen, verbunden. Einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang habe ich nicht gesehen. Sie ist mehrenteils mit Fett überzogen." Dies seine anatomische Betrachtung des Organs. Für jemand, der selbst schon einmal an irgend einem Tiere das Fettorgan herauspräpariert hat, ist es klar, wie schön und richtig die Beschreibung Sulzers (6) ist. Ueber das Vorkommen von Anhäufungen in der Brust- und Bauchhöhle, oder in der Inguinalgegend sagt er nichts.

Sulzer (6) beobachtete auch Hamster während des Winterschlafes und stellte die Zahl seiner Herzschläge und Atemzüge fest. Auch beschreibt er das Erwachen eines Hamsters aus dem Winterschlafe. Wie fast alle, die

sich mit dem Studium des Winterschlafes beschäftigten, versuchte auch er künstlich Hamster in den Zustand des Schlafes zu versetzen. Er machte zu diesem Zwecke Experimente und behauptet, es sei ihm gelungen, künstlich das Einschlafen zu bewirken. Als Hauptbedingung für das Verfallen in den Winterschlaf nimmt er den Abschluss der äusseren Luft von den betreffenden Tieren an. Diese letztere Ansicht fand ich auch noch bei anderen Autoren. Immerhin ist es doch sehr fraglich, ob Sulzers (6) Experimente wirklich geglückt sind. Alle anderen Forscher vor und nach ihm kamen stets zu negativen Resultaten, unter anderen auch A. Horvath (41), der in Bezug auf die Physiologie des Winterschlafes wohl die schönsten existierenden Arbeiten geliefert hat. Ich werde im Laufe meiner Arbeit noch eingehend auf seine Abhandlungen zu sprechen kommen.

J. J. Scheuchzer (7) hat in einer kleineren Arbeit: „Muris alpini anatome" das braune Fett in der Bauchhöhle beobachtet.

Sehr viele Einzelheiten über das braune Fett bei den verschiedenen Tieren finden wir in dem grossen Werke von Pallas (8): „Novae species quadrupedum e glirium ordine." Es ist dies ein grosser dicker Band, in dem der Verfasser eine grosse Zahl von Nagern beschreibt. Auf Seite 55 sagt er über Lepus alpinus: „ . . . . . tum alia glandula thymi similitudine, et insiper lymphatica, mole tritici. Panniculus carnosus ut in Citillo."

Im Weiteren macht er dann einen Unterschied zwischen Mures Soporosi und Mures Lethargici. Zu ersteren rechnet er: 1) Mus marmota L. (Syn. Arctomys marmota.), 2) Mus mnax L. (Syn. ?), seu Marmota americana Edward oder Marmota marylandica Tennant, 3) Mus arctomys (Syn. Arctomys bobac.), 4) Marmota quebekana Tennant', 5) Mus citillus (Syn. Spermophilus citillus). Zu den letzteren gehören: 1) Mus Jaculus (Syn. ?), 2) Mus sagitta Pallas, (Syn. ?), 3) Mus cafer (Syn. Pedetes caffer), 4) Mus longipes L. (Syn. Jaculus hudsonius). 5) Mus tamaricinus (Syn. ?), 6.) Mus nitedula (Syn Myoxus dryas:), 7) Mus Glis (Syn. Myoxus glis), 8) Mus avellanarius (Syn. Myoxus muscardinus), gleich Muscardinus Buffon, 9) Mus betulinus (Syn. ?), 10) Mus vagus (Syn. ?), und 11) Mus striatus (Syn. ?).

Ich will jetzt einige Citate aus seinem Werke anführen, die sich auf das Vorkommen des braunen Fettes beziehen.

Arctomys marmottae affinis Russo Asiatico: „Thymus totam summam thoracis cavitatem ante cor explet, truncis vasorum maioribus circumfusa, acinosa, pancreatis substanciae similis, sed vasculosior, venis e pulmonali iam irrigua. parcissima pinguedina mixta. — Eiusdem naturae Glandula utrinque singularis sub musculo pectorali maiore supra thoracem explanata, discoidea, angulo sub armos producta, paulo minus vasculosa, acinisque densius cohaerentibus, singula pondere circiter 3 drachmorum; quibus vasa magna a mammalibus et subclaviis accedunt. — Largior thymus atque glandularum thymo analogarum apparatus in omnibus, quae sopiuntur, animalibus observabilis, atque hyeme magis floridus, usum carum in subigendo humores

consistere, eo magis probabile reddunt, quum lethargus iste animalium ex parte, statui foetus in utero quam maxime comparabilis videatur, foetibusque pariter thymus in universum florentissima reperiatur."

Citillus. Auf Seite 135 befindet sich eine Beschreibung des Winterschlafes; auf Seite 147 sagt er von dem braunen Fette: „Glandulae thymo analogae utriusque circa collum, et sub musculis pectoralibus latissimae, ut in Marmottis; thymus item maxima."

Mus lemmus (Syn. Myodes lemmus) S. 202. „Totum collum infra ab una ad alteram aurem ambeunt et capiti aequant glandulae thymo subtantia analogae, in complures utrinque sub aure minores lobos, unumque maiorem lunatum subdivisae. Cervix plerisque pingnussima."

Mus lagurus (Syn. ?) S. 215. „Tractus pinguedinosus inguinalis, cum lymphatica glandula antefeminali exigua, ut in reliquis congeneribus. Pinguedo sub armis multa in altilibus, sponte vix ulla."

Mus arenarius (Syn. ?) S. 261. „Glandulae circa collum insignes duae, exiguae sub armis."

Mus songarus (Syn. ?) S. 272. „Glandulae largae circa collum et sub armis."

Mus iaculus (Syn. ?) S. 299. „Quum in memoratis varietatibus interna structura parum admodum differat, e maioribus praesertim anatomica descriptio hic dabitur. Glandualae subcutaneae thymo analogae insignis, ut in omnibus hyeme sopitis. Circa collum tenuiter explanatae duae simul pondere gr. XI. — quattnor tenues sub pectorali et sub axillis explanatae, collectim pondere gr. XII. Praeterea (ne anteriora scilicet nimis onerata forent) ad superiorem introitum pelvis, intra abdomen, utrinque Glandula depresa, subrotunda et facie fere suprarenalium humanarum, in pinguedine omentorum lateralium nidulans. Similis, sed maior et oblonga, utrinque obtusiuscula, triquetra, carina dorsali productione explens sinum longitudinalem lumbarem, pone renes exteriusque ad psoadas existentem; harum dextra apice circiter sub extremum renis desinens, sed sinistra extremo superiore depresso et rotundato secundum renem dorsumque insinuatur maior et crassior compare."

Mus vagus (Syn. ?) S. 331. „Glandulae circa collum et sub armis largae, ut in omnibus hyeme torpentibus."

Mus caraco (Syn. ?) S. 339. „Glandulae largae circa collum."

Sciurus volans (Syn. ?) S. 365. „Glandulae thymo analogae axillares exiles, ut ambo vix 3 granorum pondus aequent; ad collum insigniores, paroticae, pondere juncto 21 granorum. Ipsae parotides utrinque bipartitae sub mandibulae basi, 4 granorum pondere."

Wir erkennen aus den angeführten Citaten, dass Pallas (8) eine grosse Zahl von Tieren auf das braune Fett hin untersucht hat; er hat die meisten typischen Stellen, an denen dasselbe vorkommt, bereits erkannt. Aus seinen Beschreibungen ersehen wir ferner, dass auch er das Organ für die Thymus oder doch ein der Thymus ähnliches Organ ansieht; er schreibt ihm auch einen lymphatischen Charakter zu, wie aus dem ersten Citat her-

vorgeht; es ist dies übrigens eine Ansicht, der wir später noch einmal begegnen werden. Sicher ist, dass es sich in Pallas' Beschreibungen nur um das braune Fett handeln kann, und seine Arbeit ist insofern von Wichtigkeit, als doch wieder bei einer ganzen Anzahl von Tieren sein Vorkommen festgestellt werden konnte.

Fernere Angaben über das Vorkommen des braunen Fettes finden wir bei Meckel (10): „Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie." Er beschreibt es als Thymusdrüse und hebt hervor, dass dieselbe besonders bei Nagern stark entwickelt sei. Er citiert an vielen Stellen Pallas (8) und beruft sich auf die von ihm untersuchten Tiere, deren Beschreibung ich oben in den Citaten gegeben habe. Er selbst untersuchte u. a. Meerschweinchen und beschreibt bei ihnen auch das Organ in der Inguinalgegend. Es scheint aber aus seinen Untersuchungen hervorzugehen, dass gerade bei diesem Tiere das braune Fett nicht konstant oder doch nur schwach entwickelt auftritt, ein Fund, der, wie sich später zeigen wird, von mir vollkommen bestätigt werden kann. Ferner beschreibt Meckel (10) die Thymus von Robben und Delphinen, und kommt zu dem Schluss, dass die „Thymus" bei allen den Tieren erhalten bleibt, die längere Zeit unterirdisch (z. B. Winterschläfer) oder im Wasser (z. B. Robben und Delphinen) leben. Er nimmt einen Zusammenhang zwischen Thymus und Lungen an.

Eine mehr physiologische Arbeit, den Winterschlaf betreffend, ist diejenige von M. Prunelle (13): „Recherches sur les phénomènes et sur les causes du sommeil hivernal de quelques Mammifères." Der Verfasser untersuchte: 1) Erinaceus europaeus, 2) Vespertilio murinus, 3) Myoxus nitela und 4) Arctomys marmota. Ihm fielen bei seinen Untersuchungen schon verschiedene Umstände auf, die später auch Horvath (41) fand und genau untersuchte, nämlich die ungewöhnlich niedere Körpertemperatur winterschlafender Tiere und ihre rasche Erwärmung beim Erwachen. Prunelle (13) beobachtete bei einem aus dem Winterschlafe erwachenden Igel innerhalb eines Zeitraumes von 14 Minuten eine Temperatursteigerung von + 10 ° auf + 36,75 °. Bei schlafenden Feldmäusen beobachtete er ferner eine Abnahme der Herzfrequenz von 200 auf 50 Schläge pro Minute. Er stellte den Satz auf, dass der Winterschlaf umso tiefer sei, je tiefer die Körpertemperatur. Man kann ihn als einen Vorläufer von Regnault und Reiset (44) und von Horvath (41) ansehen, indem auch er schon Gasausscheidungsversuche an winterschlafenden Tieren machte. Bei seinen Beobachtungen des Winterschlafes kam er zu dem Schluss, dass derselbe nicht ununterbrochen den ganzen Winter über dauere und dass die umgebende Temperatur auch von Einfluss auf denselben sei, indem nämlich bei zu niederer Temperatur die Tiere zu Grunde gingen. Ferner sagt er, dass seine Murmeltiere während des Winters häufig Nahrung zu sich nehmen müssten. Dies giebt auch Horvath (41) an. F. Tiedemann (16) beobachtete jedoch an seinem schlafenden Murmeltier, dass dasselbe während des ganzen Winters durchaus keine Nahrung aufnahm und doch nicht starb. Ich selbst muss mich in dieser Frage auf die Seite des letzteren stellen. Ich hielt selbst ein Murmeltier und Igel im Winterschlaf während des ganzen Winters in verschlossenen Kisten und bin ganz sicher,

dass dieselben während dieser ganzen Zeit durchaus keine Nahrung erhielten, dennoch überstanden sie den ganzen Winter mit Ausnahme eines Igels sehr gut. Es ist möglich, dass verschiedene Individuen sich in dieser Beziehung verschieden verhalten. Jedenfalls war ich sehr befriedigt, als ich in Tiedemanns (16) Angaben eine Bestätigung meiner eigenen Beobachtungen fand. Prunelle (13) hat nun, scheint es, eifrig nach Merkmalen gesucht, die den Winterschläfern eigentümlich sind; er findet, dass sie einen kleineren Brustkorb als die Nichtwinterschläfer haben. Ob diese Angabe richtig ist, kann ich hier nicht entscheiden. Das braune Fett hat Prunelle (13) auch gekannt. Auch er betrachtet es als Thymus; er beschreibt aber nur seine Lage in der Brusthöhle.

Der von mir vor Kurzem schon angeführte F. Tiedemann (16) betrachtete das braune Fett auch als Thymus, wie es schon aus dem Titel seines Werkes: „Bemerkungen über die Thymusdrüse des Murmeltieres während des Winterschlafes", hervorgeht. Er untersuchte ein Murmeltier während und eins nach dem Winterschlafe. Ueber das Verhalten des ersten Tieres in Bezug auf seine Nahrungsaufnahme habe ich schon berichtet. Er fand das braune Fett in der Brusthöhle, unter den Schlüsselbeinen und Brustmuskeln und in der Achselhöhle. Es hatte eine rötlich-weisse Farbe sein Bau war lappig. Ueber diese Läppchen sagt er folgendes: „Jedes Läppchen war aus vielen rundlichen, mit einer grau-weissen chylusartigen Flüssigkeit angefüllten Bläschen zusammengesetzt, auf welchen sich Gefässnetze verzweigten." Im Sommer 1813 gelangte dann bei ihm noch ein Murmeltier zur Untersuchung. Bei ihm fand er die „Thymusdrüse" welk und schlaff und zusammengefallen, ohne Bläschen und Zellen. Ueberhaupt war das ganze Organ klein. Dieses stimmt gut mit den Funden der meisten anderen Autoren überein, die auch nach überstandenem Winterschlaf eine starke Reduction des Organes beschreiben. Tiedemann (16) fand dann das braune Fett noch konstant vorkommend beim Igel und Fledermäusen und zwar bei diesen Tieren zu jeder Jahreszeit. Auch der Biber und der Fischotter sind nach ihm im Besitze des braunen Fettes. Er betrachtet den Winterschlaf als ein Zurücksinken in den Foetalzustand.

Zu dieser Arbeit hat Meckel (17) eine Nachschrift herausgegeben, in welcher Tiedemanns (16) Untersuchungen bestätigt werden. Jedoch enthält diese Nachschrift auch einige neue Punkte. So beschreibt der Verfasser beim Igel noch eine „Rückenthymus", was also einfach der schon bekannte Teil des braunen Fettes zwischen den Schulterblättern wäre. Dann sagt er vom Murmeltier, dass die Thymus von Fett strotze. Bei ihm beschreibt er genau die typischen Stellen, an denen das Organ vorkommt. Merkwürdigerweise aber leugnet Meckel (17) das Vorkommen desselben bei den nicht winterschlafenden Mäusen. Diese Angabe muss jeden befremden, der selbst schon gewöhnliche Mäuse und Ratten auf das Vorkommen des braunen Fettes hin untersucht hat. Bei allen Tieren dieser Species, die ich untersuchte, und dies ist keine geringe Zahl, konnte man an den typischen Stellen sehr deutlich Anhäufungen des betreffenden Organs sehen, und es ist kaum begreiflich, dass Meckel (17) diese deutlichen Anlagen wirklich übersehen haben sollte.

Kaum 2 Jahre nach der vorhergehenden Arbeit erschien eine neue Abhandlung von Ludwig Jacobson (18): „Ueber die Thymus der Winterschläfer," die eigentlich eine ungeheure Umwälzung in der Ansicht über die Natur unseres Organes hätte herbeiführen sollen. Jacobson (18) ist der erste, der deutlich und klar behauptete, dass das als Thymusdrüse beschriebene Organ durchaus nichts mit derselben zu thun habe. Mit grossem Scharfblick erkannte er vielmehr seine Zugehörigkeit zum Fettgewebe und betrachtete es als eine Modifikation desselben. Er blieb aber nicht nur bei dieser Behauptung, sondern suchte sie auch durch Experimente an jungen Igeln zu beweisen. Er fand das Fettorgan dann auch beim Maulwurf und bei Spitzmäusen und in etwas schwächerem Grade auch bei Ratte und Hausmaus. Ferner untersuchte er noch den als typischen Winterschläfer bekannten Dachs, fand aber bei ihm nichts. Dieses Resultat kann ich, um es meinen Untersuchungen gleich vorauszuschicken, voll und ganz bestätigen. Durch die Güte des Tierarztes Herrn Dr. K. Wolffhügel war ich in den Besitz eines ausgewachsenen Dachses gelangt. Ich secierte denselben am 5. November 1900, also zu einer Zeit wo das braune Fett sehr stark hätte entwickelt sein müssen. Nichtsdestoweniger fand ich aber ausser einem ungeheueren Panniculus adiposus durchaus nichts. Nur an den Stellen, an denen die Anlage zu erwarten gewesen wäre, war das weisse Fett ganz schwach rosa gefärbt.

K. F. Burdach (19) behandelt in seinem Werke: „Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft", Bd. III, den Winterschlaf in einem besondern Kapitel. Seine Angaben sind aber nur eine Zusammenstellung der bis dahin erhaltenen Resultate und bieten uns sonst nichts neues.

Eine Bestätigung der Untersuchungen Jacobsons (18) brachte die Arbeit F. C. Haugstedt's (20): „Thymi in homine ac per seriem animalium descriptionis anatomico-physiologicae particula prior." Diese Abhandlung war mir leider direkt nicht zugänglich; jedoch ist sie in dem Werke von H. C. L. Barkow (25): „Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich", genauer besprochen. Nach ihm kam Hangstedt (20) zu den gleichen Resultaten wie Jacobson (18). Auch Barkow (25) stimmt den beiden Autoren nach seinen eigenen Untersuchungen bei und beschreibt die Lage des Organes. Die Anlage desselben an den Nieren scheint ihm aber noch nicht bekannt gewesen zu sein. Wenn ich mich nicht irre, braucht er zum ersten Male den Ausdruck „Winterschlafdrüse", eine Bezeichnung, die sich ja noch bis in unsere Zeit erhalten hat. Er sagt über dieselbe folgendes: „Die Winterschlafdrüsen gehören zu den unvollkommenen Drüsen wie die Thymus, die Schilddrüse etc." Aber er fügt hinzu, dass in derselben Fett gebildet werden kann.

Eine physiologische Untersuchung des Winterschlafes ist diejenige von Marshall-Hall (21): „On Hibernation." Er betrachtet den Winterschlaf als dem gewöhnlichen Schlaf ähnlich. Untersucht wurden von ihm: 1) Erinaceus europaeus, 2) Myoxus avellanarius und 3) Vespertilio noctula. Wie schon Prunelle (13) so beobachtet auch er eine starke Temperatursenkung und Herabsetzung der Puls- und Atemfrequenz. Er fand in einem Falle 28 Herzschläge pro Minute, eine Zahl,

die auch ich bei einem winterschlafenden Murmeltiere feststellen konnte. Als Grund des Erwachens aus dem Winterschlaf gibt er den Hunger an, mit welcher Berechtigung mag dahingestellt bleiben.

Als ein Rückschlag zu den alten Ansichten, dass das braune Fett eine Modifikation der Thymus sei, ist die Arbeit von John Simon (22): „A Physiological Essay on the Thymus Glands" anzusehen. Bei Chiropteren und Insektivoren findet er allerdings eine kleine Thymus und scheint diese nicht mit der „Winterschlafdrüse" zu verwechseln. Anders aber bei Nagetieren. Hier beschreibt er das braune Fett und glaubt, dasselbe von der Thymus ableiten zu können. Die betreffende Stelle lautet wörtlich: „I believe I may venture to state as a certainty, that in all cases where the Thymus becomes a permanent organ, it does so under an altered charakter, namely, by a singular and striking transformation of its ultimate elements, by developping its natural cytoblasts and fluid contents into a system of nucleated fat-cells, held within a limitary membrane." Diese Ansicht wurde aber von keinem der späteren Autoren angenommen.

Dem französischen Naturforscher Buffon (23) ist das Vorhandensein eines Fettorganes jedenfalls auch bekannt gewesen. Ich bringe seine Angaben erst an dieser Stelle, weil mir nur eine neuere Ausgabe seiner Naturgeschichte zur Verfügung stand. In Bd. V. p. 226 sagt er über das Murmeltier: „En automne elle est très grasse. Outre un très grand epiploon elle a comme le loir (Myoxus nitela) deux feuillets graisceux fort spais; cependant elle n'est pas également grasse sur toutes les parties du corps; le dos et les rains sont plus chargés que le reste d'une graisse ferme et solide assez semblable à la chair des tétines du bœuf."

Eine neue Ansicht über die Natur des braunen Fettes finden wir in der Abhandlung von Ecker (26): „Blutgefässdrüsen." Er kennt unser Organ und beschreibt seine Lage an den typischen Stellen, mit Ausnahme der Nieren- und Inguinalgegend. Er konstatiert seinen zelligen Bau und die Einlagerung von Fett und die Verteilung der Blutgefässe. Er glaubt, dass man die „Winterschlafdrüse" zu den Blutgefässdrüsen rechnen dürfe.

Anschliessend an diese Arbeit ist es wohl am besten, gleich diejenige von H. Hirzel und H. Frey (31) zu besprechen, da sie Beziehungen zu der von Ecker (26) hat. Von den beiden Autoren wurden untersucht: 1) Arctomys marmota, 2) Erinaceus europaeus, 3) Vespertilio murinus und auritus, 4) Hypudaeus arvalis, 5) Sciurus vulgaris und 6) Mus decumanus. Makroskopisch anatomisch ist in ihrer Arbeit nicht viel neues zu finden. Für mich wichtig war nur eine Angabe über Sciurus vulgaris, nach welcher sie auf dem Rücken und an der Brust keine Anlage der „Winterschlafdrüse" fanden, sondern nur in der Brusthöhle. Ich hatte schon, ehe ich diese Arbeit kannte, bei den von mir untersuchten Eichhörnchen die gleiche Entdeckung gemacht. In Bezug auf den histologischen Bau des Organes kamen sie nun aber gerade zu den entgegengesetzten Ansichten wie Ecker (26). Ihre Angaben lauten folgendermassen: „Auf diesem Wege sind wir zu einem eigentümlichen Resultate gekommen: Die Ecker'schen Drüsenzellen existieren nicht, und die Maschenräume des Capillarnetzes werden von einem

ganz besonderen, unendlich zarten Netzwerke feinster Fäserchen erfüllt, in dessen Interstitien der fettige Inhalt gelegen ist. Es findet sich somit keine Aehnlichkeit weder mit dem Bau der Lymphknoten, noch der Blutgefässdrüsen im Allgemeinen und der Thymus im Besonderen. Eine drüsige Textur kann überhaupt nicht behauptet werden.

Diesen Angaben schliesst sich auch Ernst Fleischl (32) in seiner Arbeit: „Ueber den Bau einiger sog Drüsen ohne Ausführungsgänge“ an. Das Uebersehen der von Ecker beschriebenen Zellen lässt sich nur durch die Fixierung und Weiterbehandlung der Objekte erklären.

Dies erkannte auch Affanasiew (33) sofort, der den Ansichten von Hirzel und Frey (31) und Fleischl (32) widerspricht. Er untersuchte 1) Erinaceus europaeus, 2) Arctomys marmota, 3) Mus musculus, 4) Fledermäuse und 5) Igelembryonen. Wie Ecker (26) so stellte auch er den zelligen Bau des Organes fest. In Bezug auf die Zellen sagt er, dass dieselben mit den Thymuselementen nicht die mindeste Aehnlichkeit haben. Dagegen nimmt er an, dass die Zellen Haemoglobin enthielten.

G. Valentin (28) schliesst sich der Ansicht Eckers (26) an, indem er sagt, dass der mikroskopische Bau der Winterschlafdrüse an den der Blutgefässdrüsen erinnere.

Wichtig erscheinen mir einige Angaben in der Arbeit S. Ehrmanns (34): „Ueber Fettgewebsbildung aus dem als Winterschlafdrüse bezeichnenden Fettorgan“ zu sein. Er beschreibt seine Lage mit Ausnahme der Nieren- und Inguinalgegend. Auch findet er das Fettorgan beim erwachsenen Kaninchen, z. B. auf dem Rücken. Nach seinen Angaben scheint es hier durch alle Abstufungen hindurch in reines Fett überzugehen. Ich selbst habe eine ganze Anzahl von Kaninchen untersucht, habe aber das Fettorgan bei ausgewachsenen Tieren gerade nur am Rücken gefunden. In Bezug auf die andere Angabe, dass nämlich das Organ allmählich in gewöhnliches Fett übergehe, kann ich mich vollkommen mit Ehrman (34) einverstanden erklären. Einige Autoren leugnen dieses Faktum. Ich bin aber in der Lage, Zeichnungen von Stellen aus dem braunen Fett von Myoxus muscardinus zu bringen, die Ehrmanns (34) Behauptung bestätigen. Das Gleiche beobachtete ich auch an einem Murmeltiere. Ehrmann (34) fand ferner kleine Lymphdrüsen in das Organ eingeschlossen.

Kürzere Notizen über das braune Fett finden wir noch in Leydigs (29) „Lehrbuch der Histologie“, in welchem er von der „Winterschlafdrüse“ sagt: „Sie scheint ebenfalls eine Art Lmyphdrüse zu sein“, und in A. Friedlebens (30) Arbeit: „Die Physiologie der Thymusdrüse.“ Er nennt das braune Fett „Fettdrüse“ und verwechselt es nicht mit der Tymus.

Ferner giebt R. Wiedersheim (35) in seinem: „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“ eine kurze Notiz der Winterschlafdrüse, in welcher er derselben einen adenoiden Charakter zuschreibt.

Von neueren Arbeiten, die das braune Fett unter dem Titel der „Winterschladrüse“ behandelt haben, ist noch E. W. Carlier's (38): „Contributions to the histology of the hedgehog“, Part. V. „The so called hibernating gland“ anzuführen. Carlier (38) beschreibt ihre Lage beim

Igel. Nach ihm erreicht sie das Maximum ihrer Ausbildung Ende Oktober, wo sie etwa 3,04 % des Körpergewichtes ausmacht. Im Laufe des Winterschlafes soll sie dann rasch an Umfang abnehmen und im Juni bis auf einige fibröse Züge verschwunden sein Dem muss ich entschieden widersprechen; ich selbst untersuchte im Mai (12.—15.) 1899 einen männlichen und einen weiblichen Igel aus Gebweiler i. Els. Bei beiden Tieren fand ich das Fettorgan gut ausgebildet und durchaus nicht von dem Ansehen, als ob es in weiterer Rückbildung begriffen wäre. Ich kann nicht annehmen, dass das Organ, welches ich noch so wohl entwickelt sah, sich in so kurzer Zeit vollständig zurückbilden sollte.

Ferner giebt dann Carlier (38) eine Beschreibung des mikroskopischen Baues, und berücksichtigt sehr die Innervierung der Arterien. Natürlich konnte er, da er gute Fixationsmittel anwandte, die zellige Structur nach Eckers (26) Angaben nur bestätigen. Mit Recht hebt er hervor, dass eine Aehnlichkeit mit der Thymus oder den Blutgefässdrüsen nicht besteht. Er nimmt an, dass das Organ ein Vorratsspeicher von Nahrung für den Winterschlaf sei und in Funktion träte, wenn keine Nahrung von aussen mehr aufgenommen werde. Diese Ansicht hat sicher etwas bestechendes und stimmt auch mit den Veränderungen des Organes während des Winterschlafes überein. Warum ist es aber dann auch bei solchen Tieren ausgebildet, die keinen Winterschlaf halten, wie z. B. die Ratte und die Hausmaus, und die folglich des Organes nicht bedürften? Es ist vielleicht zweckmässig, gleich an dieser Stelle einzufügen, dass Herr Prof. R. Metzner mit mir die Extirpation der Rückenanlage des braunen Fettes bei einer schwarz-weissen Ratte in Narkose vornahm. Alle zuführenden Gefässe wurden unterbunden. Das Tier erholte sich von der Operation ganz ausgezeichnet und lebte noch, von den anderen Ratten isoliert, vom 28. September 1899 bis zum 28. November 1900. Eine solche Operation kann natürlich nicht von grossem Werte sein, da die Ausdehnung des gesamten braunen Fettes eine viel zu grosse, und seine Verteilung im Körper derart ist, dass an eine vollständige Entfernung nicht gedacht werden kann. Jedenfalls zeigte die operierte Ratte durchaus keine Veränderungen in ihrer Lebensweise. Bei der Sektion ergab sich, dass ein kleines Stück des Organs auf dem Rücken zurückgeblieben war. Dieses hatte aber keine Regeneration desselben bewirkt; ausser diesem kleinen Stücke fehlte also die Anlage auf dem Rücken vollkommen. Die übrigen Lager des braunen Fettes waren durch die Extirpation nicht beeinflusst worden. Die Stelle des fehlenden Organes war durch weisses Fett ausgefüllt. Als einziges Resultat der Operation ergab sich somit, dass sich dasselbe bei teilweiser Entfernung nicht regeneriert.

Eine ziemlich reichhaltige Zusammenstellung der physiologischen Abhandlungen über den Winterschlaf befindet sich in dem vor kurzer Zeit erschienenen „Lehrbuch der Physiologie des Menschen“ von G. v. Bunge (39). In demselben ist ein ganzes Kapitel dem Winterschlaf gewidmet. Da sich Bunge (39) aber im Wesentlichen an die Darstellungen von A. Horvath (41) hält, so halte ich es für das Beste, direkt zur Besprechung dieser vorzüglichen Abhandlungen überzugehen. Unter dem Titel: „Beiträge zur Lehre über den Winterschlaf“ hat Horvath (41) in den Jahren 1878—1881 eine

Reihe schöner Arbeiten veröffentlicht. Er experimentierte hauptsächlich mit Zieseln. Bei Beobachtung seiner Tiere im Winterschlaf kam er zu der Ueberzeugung, dass der Fettreichtum des betreffenden Tieres keinen Einfluss auf die Dauer des Schlafes hat; so schlief z. B. ein nicht besonders fetter Ziesel 68 Tage, während ein anderer sehr fetter nur elf Tage schlief.

Die „Winterschlafdrüse" war ihm wohl bekannt, und er beschreibt sie beim Ziesel wie folgt: „Als eine weitere anatomische spezielle Eigentümlichkeit der Winterschläfer bleibt noch zu erwähnen die so oft besprochene Winterschlafdrüse."

„Diese Drüse, die von einigen als eine nur sehr ausgewachsene Thymusdrüse betrachtet wird, ist von anderen als eine besondere Drüse, welche nur dicht neben der Thymus liegt, aber durchaus nichts gemeinschaftliches mit derselben hat, angesehen worden. Dieselbe ist bei den Zieseln vorhanden und mehr entwickelt und ausgebreitet als bei manchen anderen Winterschläfern, wie z. B. Igel, Hamster etc. Ob diese Drüse der Ziesel eine Thymus oder eine besondere Drüse ist, soll vorläufig dahingestellt bleiben, hier wird nur ihre anatomische Lage und Verbreitung betrachtet.

„Diese Drüse bei Zieseln verflicht sich mit allen vom Herzen aus entspringenden grossen Blutgefässen und sendet von dort Lappen aus, welche sich längs der beiden Seiten der Wirbelsäule in die Brusthöhle bis an das Diaphragma verbreiten, während sie den Sympaticusstrang umwachsen.

„Die anderen Lappen dieser Drüse, die grossen Herzgefässe verlassend, verbreiten sich über den Hals und gehen bis zu dem Rücken, und bis zu der Brust, indem ein grosser Lappen der Drüse unter dem Pectoral-Muskel liegt."

„Diese Drüse hat bald eine gelbliche, bald eine gelblichgraue Farbe."

„Diese Drüse scheint bei Zieseln im Herbst beim Beginnen des Winterschlafes etwas grösser auszusehen als im Frühjahr, wenn das Schlafen schon aufgehört hat."

Diese Darstellung, so gut sie auch an sich ist, lässt uns im Unklaren darüber, ob die Drüse beim Ziesel an den anderen typischen Stellen, also auf dem Rücken, an den Nieren und in der Lendengegend fehlt, oder ob Horvath ihr Vorhandensein dort übersehen hat. Ich glaube das Letztere; denn so viel Tiere ich untersuchte, bei allen fand ich das braune Fett an allen typischen Stellen, wenn es am Halse gut entwickelt war. Leider bot sich mir keine Gelegenheit, selbst Ziesel daraufhin zu untersuchen. Wichtig für meine Untersuchungen ist jedenfalls die Angabe, dass auch nach dem Winterschlafe die „Drüse" keineswegs verschwindet, sondern nur schwach verkleinert erscheint.

In einer weiteren Arbeit: „Ueber die Respiration der Winterschläfer" finden sich keine Angaben, die für uns hier von Wert sein könnten.

Eifrig ging Horvath (41) darauf aus, Merkmale zu finden, die Winterschläfer von Nichtwinterschläfern unterscheiden, die dann ausschliesslich den ersteren zukämen. Diese Bemühungen waren aber ohne Erfolg.

Er sagt selbst: „Wir besitzen bis jetzt (wie früher erwähnt) kein Mittel. Winterschläfer von Nichtwinterschläfern zu unterscheiden; denn die sorgfältigste anatomische und physiologische Untersuchung reicht nicht aus, um von einem Tier mit Bestimmtheit aussagen zu können, ob es Winterschläfer sei oder nicht.“ Der einzige Unterschied ist vielleicht der, dass Winterschläfer eine sehr starke Herabsetzung ihrer Körpertemperatur vertragen können, ohne zu Grunde zu gehen. Dieses ist eine Thatsache, die ja auch schon Prunelle (13) und andere beobachtet hatten. Horvath (41) konnte einen Ziesel bis auf — 0,2° C Körpertemperatur (im Rectum gemessen) abkühlen, ohne dass derselbe in Folge davon gestorben wäre. Versuche an Nichtwinterschläfern haben bis jetzt, so viel ich weiss, sets negative Resultate gehabt, d. h. dieselben vertragen eine solche Abkühlung nicht. Siehe G. v. Bunge (39) „Lehrbuch der Physiologie des Menschen“.

Etwas vor Horvath (41) machten auch Regnault und Reiset (44) Versuche an einem winterschlafenden Murmeltier. Ihre Resultate gehören aber rein in das Gebiet der Physiologie und können hier nicht besprochen werden.

Die im Vorhergehenden besprochene Litteratur hat Hammar (88) in seinem Litteraturverzeichniss zum grossen Teil unter: „Winterschlafdrüse“ zusammengestellt. Es folgt nun noch eine Reihe von Werken unter dem Titel: „Fettgewebe“ Es sind dies hauptsächlich neuere Arbeiten, die Hammar (88) meist selbst schon besprochen hat. Ich darf mich deshalb wohl darauf beschränken, diejenigen Leser, die sich für diese Litteratur interessieren auf Hammars Arbeit zu verweisen und hier nur diese selbst noch in Kürze zu besprechen. Zum Abschluss dieses historischen Teiles will ich dann noch eine kurze Uebersicht über den Stand der Ansichten, die über das braune Fett herrschten oder heute noch herrschen, geben.

Die Arbeit von Prof. Dr. Aug. Hammar (88) „Zur Kenntniss des Fettgewebes“ behandelt hauptsächlich das Fettgewebe der Ratte, und zwar dasjenige der schwarz-weissen oder weissen Abart von Mus decumanus. Unser fragliches Fettorgan, das er bei allen von ihm untersuchten Ratten gefunden hat, nennt er im Gegensatz zum gewöhnlichen Fett in sehr guter, bezeichnender Weise „braunes Fettgewebe“. Er ist auch, wenn ich mich nicht irre, der erste, der bei ausgewachsenen Tieren genau die Lokalisierung dieses braunen Fettes an allen Stellen des Körpers beschreibt, also auch an den Nieren und in der Inguinalgegend. Seine Angaben decken sich vollkommen mit meinen, wie schon oben erwähnt, unabhängig von ihm gemachten Funden.

In einem weiteren Abschnitt giebt er dann auch die Hauptorte für starke Anhäufungen von „weissem Fett“ an.

Die mikroskopische Untersuchung des braunen Fettes liefert die gleichen Resultate, wie sie andere Autoren vorher auch schon beschrieben haben, s. z. R. Metzner (79); auch die Blutgefässverteilung wird richtig beschrieben. Eine Besprechung der sich hieran anschliessenden älteren Litteratur kann ich übergehen.

Schon die Untersuchung der „Winterschlafdrüse“ zu verschiedenen Jahreszeiten ergab ein sehr verschiedenes Bild ihres mikroskopischen Baues. Hammar (88) erzeugte dies künstlich durch verschiedene Ernährungszustände. Er fand, dass das braune Fett sich im Gegensatz zum weissen Fett verhältnissmässig wenig verändert. Die Fetttropfen verschwinden beim Hunger fast ganz aus den Zellen und das ganze Organ ist auch mikroskopisch sehr scharf von seiner Umgebung abgesetzt. Vollständigen Schwund des braunen Fettes hat er bei Hunger nie gefunden. Ich habe schon oben erwähnt, dass ich mich, nach den von mir gefundenen Resultaten nicht der Ansicht Carliers (38) anschliessen kann, nach dessen Angaben das Fettorgan nach dem Winterschlafe beim Igel bis auf einige fibröse Stränge verschwinden soll. Bei allen von mir untersuchten Winterschläfern fand ich vielmehr im Sommer (Mai, Juni, Juli) Bilder, die an die von Hammar (88) bei der hungernden Ratte beschriebenen erinneren.

Ein ganz anderes Bild erhielt er bei gemästeten Tieren. Das braune Fett wird heller, setzt sich aber immer noch deutlich von der Umgebung ab. Mikroskopisch findet man, besonders am Rande der Lobuli, Zellen mit mehreren grösseren oder einem ganz grossen, die Zelle ganz ausfüllenden Fetttropfen. Es sollen sogar typische Fettzellen entstehen können. Hammar glaubt jedoch nicht, dass das braune Fett in weisses übergehen kann. Durch künstliche Mästung konnte er solches wenigstens nicht erreichen. Ein Blick auf das Habitusbild T. XVII Fig. 11 meiner Arbeit, das einen Teil des braunen Fettes von Myoxus muscardinus darstellt, zeigt aber, dass dennoch ein solcher Uebergang stattfinden kann. Ein von mir am 27. Oktober 1899 in Gegenwart von Herrn Prof. R. Metzner untersuchtes Murmeltier zeigte auch schon makroskopisch den Uebergang des braunen

Fettes in das umliegende gewöhnliche Fettgewebe. Das braune Fett war hier nicht mehr scharf begrenzt, sondern ging an seinen Rändern ganz allmählig in das weisse Fett über. Ich glaube deshalb, dass man nicht berechtigt ist, aus negativen Mästungsversuchen zu schliessen, dass unter anderen Umständen nicht dennoch ein solcher Uebergang stattfinden kann; lässt sich doch auf diese Weise leicht auch der Umstand erklären, dass bei erwachsenen Kaninchen z. B. die Anlage des braunen Fettes auf dem Rücken meist fast ganz oder auch wirklich ganz verschwindet. Auch bei Ratten habe ich einige Male an den Nieren einen allmähligen Uebergang von braunem Fett in weisses Fett gesehen.

Die erste Anlage des braunen Fettes fand Hammar bei einem 1,2 cm langen Rattenfoetus. Hier bestand die Anlage aus dichter liegenden, verästelten Zellen. In älteren Stadien werden dann die Zellverästelungen allmählig plumper, um dann nach der Geburt zum grossen Teil ganz zu verschwinden und so die typischen polygonalen Zellen entstehen zu lassen. Schon während der letzten Tage des intrauterinen Lebens treten die ersten Fetttropfen in den Zellen auf. Hammar kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schlusse, dass das betreffende Organ keine Drüse ist, sondern zum Fettgewebe zu rechnen sei. Zur Stütze seiner Behauptung führt er die schon von mir oben erwähnte Thatsache an, dass ja bei Kaninchen aus den Nackenloben vollständig weisses Fett entsteht.

In seinen Untersuchungen über die Entwicklung des weissen Fettes schliesst sich Hammar im Wesentlichen den Ansichten Flemmings (51, 54) an. Er findet, dass dasselbe unabhängig vom braunen Fett entstehen kann.

Im weiteren Verlauf seiner Arbeit untersuchte Hammar dann noch: Kaninchen, Katze, Meerschweinchen, Hund, Rind und Mensch. Ich beschränke mich hier auf die Besprechung der drei erst angeführten Tiere. Hammar findet bei ihnen die schon bekannten Primitivorgane deutlich entwickelt, und sagt, dass ihre Entwicklung wesentlich wie die des braunen Fettes der Ratte vor sich geht; nur dass die Fettfüllung der Zellen im extrauterinen Leben dann weiter schreitet und gewöhnliches weisses Fett entstehen lässt.

In seiner „Zusammenfassung“ sagt er dann Folgendes:

„1. Alle Fettstellen scheinen aus fixen Bindegewebszellen hervorzugehen.

2. Diese können dabei schon lange vor der Fettimpletion eine Anordnung in Lobuli mit eigenem Gefässsystem annehmen. Die so gebildeten circumscripten Gewebspartien werden Primitivorgane genannt — der Process primäre Fettgewebsbildung.
3. Oder auch kann eine ähnliche specielle Anordnung der künftigen Fettzellen um die Zeit des beginnenden Impletionsprocesses fehlen — secundäre Fettgewebsbildung
4. Bei der primären Fettgewebsbildung beim Kalb, Menschen u. s. w. können die Zellen bis zur Zeit der Fettimpletion ästige Form beibehalten — primäre Fettgewebsbildung ohne (bedeutende) Protoplasmavermehrung.
5. Oder auch können wir bei Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen u. a. die auch hier anfangs ästigen Zellen so bedeutend an Volum zunehmen, dass sie sich leicht aneinander legen und polygonale Form annehmen. Erst in diesen polygonalen Zellen tritt dann das Fett auf — primäre Fettgewebsbildung mit (bedeutender) Protoplasmavermehrung.
6. Wo die Zellen protoplasmareicher sind, fliessen die Tropfen spät zusammen; die Zellen behalten lange eine maulbeerähnliche Form.
7. Bei gewissen Tieren, z. B. der Ratte bleiben die Zellen des primär gebildeten Fettgewebes regelmässig während des ganzen Lebens auf diesem Stadium stehend. Das Gewebe hat hier gewisse vom gewöhnlichen (weissen) Fettgewebe abweichende makro- und mikroskopische Eigentümlichkeiten: „Winterschlaf- oder Fettdrüse“ -braunes Fettgewebe.“

Die Durchsicht der einschlägigen Litteratur hat uns also gelehrt, dass eine grosse Zahl von Hypothesen und Ansichten über die Natur des Fettorgans herrschten. Die Einen betrachteten dasselbe als Thymus oder derselben verwandt, oder aus derselben hervorgehend (Simon [22]), andere hielten es für eine Drüse und gaben ihm, da es ja bei Winterschläfern ganz besonders stark entwickelt vorkommt, den Namen „Winterschlafdrüse“. Wieder andere stellten es in nahe Beziehung zu den sogen. Blutgefässdrüsen, indem es einen ähnlichen Bau wie diese haben

sollte. Ferner sah man es als lymphoïdes Organ an. Einige, die die Fettimpletion schon kannten, glaubten, als Bezeichnung den Namen „Fettdrüse“ einführen zu müssen. Trotz aller dieser auseinandergehenden Ansichten war Jacobson (18) doch schon früher dem Richtigen auf der Spur, indem er die nahe Bezeichnung des fraglichen Organs zum gewöhnlichen Fettgewebe hervorhob. Heutzutage und besonders nach Hammars vorzüglicher Arbeit herrscht wohl nirgends mehr ein Zweifel, wohin wir das fragliche Organ zu stellen haben. Dem eben genannten Autor gebührt das Verdienst, durch die Einführung einer Einteilung in „braunes“ und „weisses Fett“ die Unklarheiten, die bisher herrschten, beseitigt und endgültig eine passende und gute Bezeichnung eingeführt zu haben.

Ich werde mich in meinen folgenden Darstellungen an Hammars (88) Bezeichnungen halten und das sogen. Fettorgan „braunes Fett“ nennen. Wie ich schon in der Einleitung hervorhob, ist es meine hauptsächliche Absicht, hier die Resultate der Funde an den von mir untersuchten Tieren zu geben; d. h. hauptsächlich das Vorkommen und den Ort des Vorkommens bei unseren schweizerischen und deutschen Nagern und Insektivoren, anzugeben. In Verbindung mit meinen Befunden und den Angaben der von mir citierten Autoren hoffe ich es zu erreichen, dass meine Notizen möglichst vollkommen werden. Wo es mir also nicht möglich war, selbst die betreffenden Tiere zu untersuchen, verweise ich auf die betreffenden Nummern im Litteraturverzeichniss und in dem historischen Teil, sodass sich dann aus beiden ein möglichst vollkommenes Bild wird ableiten lassen. Ich werde bei allen von mir untersuchten Tieren stets genau das Datum der Untersuchung angeben, damit sich der Leser überzeugen kann, dass dieselben zu den verschiedensten Jahreszeiten ausgeführt wurden

II. Anatomischer Teil.

Ich beginne meine Untersuchungen mit den Resultaten die ich bei Ratten fand. Ich kann mich hier kurz fassen, da ich im Wesentlichen die Funde Hammars (88) bestätigen kann. Gewöhnliche Mus decumanus wurden untersucht fünf Stück und zwar am 25. August 1899 in Gebweiler i. Els., am

6. September 1900 in Creil (Oise) 3 Stück und am 20. October 1901 zu Basel 1 Stück. Ferner gelangten zur Untersuchung 17 Mus decumanus, teils als weisse, teils als schwarz-weisse Abart. Die zu diesen Untersuchungen gehörigen Daten sind: 1899, 16. Mai, 6. Juni, 28. September, 23. November, 1900, 15. Januar, 22. März, 8. August, 6. November, 20. Novemher, 1. Dezember, 1901. 3. Januar, 18. Februar (4 Stück), 16. April.

Als ganz besonderes Glück darf ich es betrachten, dass es mir gelang, auch in Besitz einiger wirklicher Mus rattus zu gelangen. Ich glaube diesen Umstand erwähnen zu müssen, da diese Species gegenwärtig doch zum grossen Teil, bei uns wenigstens, von Mus decumanus verdrängt worden ist. In Basel nun scheint sich in einem einzigen Hause der oberen Rebgasse eine einsame Insel der Hausratte erhalten zu haben. Es gelang mir aus jenem Hause vier männliche Exemplare lebend zu erhalten, die ich am 11., 12. und 15. Dezember 1900 untersuchte. Jetzt scheint allerdings auch diese Colonie ausgestorben zu sein, denn trotz der eifrigsten Bemühungen war es mir nicht möglich, auch nur ein einziges weiteres Exemplar zu erhalten. Alles in allem habe ich also 26 Ratten auf das braune Fett hin untersucht.

Ueber seine Lage brauche ich hier wohl nichts Weiteres anzuführen; ich verweise dafür auf die Arbeit Hammars (88) und auf meine Figuren 3 und 4. T. XVI und 21 T. XVII; Fig. 3 und 4 T. XVI stellen die Lage des braunen Fettes bei einer ausgewachsenen Ratte dar, und zwar Fig. 4 T. XVI seine Lage auf dem Rücken, und Fig. 3 T. XVI dieselbe zwischen den Nieren; die Zeichnungen wurden in natürlicher Grösse nach Gefrierschnitten angefertigt; das braune Fett ist schwarz gehalten. Fig. 21 T. XVII stellt die Lage des braunen Fettes auf dem Rücken und in der Achselhöhle einer neugeborenen Ratte dar. Sie stellt einen Schnitt dar, der mit dem Gefriermikroton gemacht und dann mit Sudan III und Haemalaun gefärbt wurde. Diese letztere Methode kann ich zum Studium der Topographie des Fettes bei Embryonen nur sehr warm empfehlen. Die leuchtend rote Farbe des Fettes hebt sich ungemein deutlich von der hellblau gefärbten Umgebung ab, ein Umstand, der eine sehr grosse Erleichterung darbietet, da, bei gewöhnlicher Carminfärbung z. B., bei Embryonen die Auffindung des braunen Fettes im Gewebe gar nicht leicht ist.

Es ist vielleicht von Interesse, wenn ich hier die Gewichte einiger Teile des braunen Fettes angebe. Am 6. Juni 1899 untersuchte ich eine Ratte, die 266 g wog; der sorgfältig herauspräparierte Teil des braunen Fettes auf dem Rücken wog 450 mg, der aus der Achselhöhle cirka 340 mg. Nimmt man noch die Teile von der anderen Seite, vom Halse, aus der Brusthöhle, von den Nieren und Lenden hinzu, so würde man auf ein Gewicht kommen, das im Verhältniss zum Gewicht des Tieres ein ganz beträchtliches genannt werden müsste.

Auch auf die im historischen Teil erwähnte operierte Ratte will ich hier noch einmal zurückkommen und die Notizen aus meinem Protokollbuch hier wiedergeben: „November 20. Die am 28. September 1899 mit Herrn Prof. Metzner operierte Ratte getötet und untersucht. Ein Stück des braunen Fettes war auf dem Rücken scheint es nicht mit extirpiert worden; es fand sich wenigstens dort noch ein etwa linsengrosses Stück. Sonst fehlte die Anlage auf dem Rücken vollkommen. Gut entwickelt wurde das braune Fett gefunden: am Hals, in der Achselhöhle, an den Lenden, an den Nieren und in der Brusthöhle. An letzterer Stelle fand sich das Organ an den typischen Stellen mächtig ausgebildet, jedoch nicht von der characteristischen Rosafarbe, sondern mit einem Stich ins Graue. Das Tier war gut genährt und zeigte viel weisses Fett; dieses auch an der Operationsstelle auf dem Rücken." Ich habe schon im historischen Teil meine Ansicht über den Wert dieser Operation und ihre eventuellen Folgen ausgesprochen und kann mich hier begnügen, den Protokollauszug gegeben zu haben.

Auch auf einen anderen schon erwähnten Punkt muss ich hier noch einmal zurückkommen, nämlich auf den Uebergang von braunem in weisses Fett. Wie schon oben erwähnt, habe ich bei verschiedenen Ratten in der Nierengegend einen langsamen Uebergang des braunen in weisses Fett beobachten können. Nun finde ich in meinem Protokoll über eine am 1. Dezember 1900 untersuchte Ratte folgende Notiz: „Fettorgan gut und deutlich auf dem Rücken, in der Achselhöhle, an der Inguinalgegend, an den Nieren und in der Brusthöhle. Dagegen ist es am Halse fast zu weissem Fett geworden." Also noch eine andere Stelle, an der ich deutlich den Uebergang in weisses Fett beobachten konnte. Ich gebe zu, dass dieser Uebergang

nicht häufig ist, muss mich aber ganz entschieden zu der Ansicht bekennen, dass ein solcher Uebergang doch möglich ist.

Natürlich war ich sehr auf die Resultate bei Mus rattus gespannt. Die Untersuchungen derselben gaben die gleichen Befunde wie bei Mus decumanus, nur dass die Anhäufung in der Leistengegend vielleicht etwas schwächer war.

Wir kommen also zu dem Resultate, dass kein Unterschied in der Anlage des braunen Fettes bei Mus decumanus, Mus decumanus weisse und schwarz-weisse Abart und Mus rattus besteht. Das Gleiche lässt sich auch von Mus musculus sagen, die in verkleinertem Massstabe die gleichen Bilder liefert wie die Ratten. Es ist deshalb unnötig, sie noch eingehender zu besprechen.

Von Arvicola agrestis gelangten 3 Stück zur Untersuchung und zwar am 17. Juni 1899. Gegenüber Ratten und Hausmaus ist insofern ein Unterschied zu verzeichnen, als die Anlagen des braunen Fettes an allen typischen Stellen viel mächtiger entwickelt sind als bei diesen. Bezüglich der Lage ist sonst kein Unterschied zu konstatieren.

Nächst Ratten wurden am meisten Haselmäuse (Myoxus muscardinus) untersucht. Im Ganzen 10 Stück und zwar im März, April und September 1899. Bei ihnen fiel mir zum ersten Male, anlässlich einer Untersuchung ihrer Speicheldrüsen, das braune Fett auf. Da ich diese reizenden Tiere schon früher gefangen gehalten und während des Winterschlafes beobachtet hatte, war es naheliegend, das mir damals noch fragliche Organ mit dem Winterschlaf in Zusammenhang zu bringen. Die Untersuchung des braunen Fettes von Myoxus muscardinus war der Ausgangspunkt der ganzen vorliegenden Arbeit.

Das braune Fett ist bei der Haselmaus sehr mächtig ausgebildet. Es finden sich Anhäufungen derselben auf dem Rücken, am Halse, in der Achselhöhle, in der Brusthöhle am Abgang der grossen Gefässe und längs der Wirbelsäule, an den Nieren und an den Lenden; ebenso an allen typischen Stellen, an denen es auch bei anderen Tieren vorkommt.

Besonders hervorzuheben ist die ausserordentlich starke Anhäufung von braunem Fett am Halse. Im Gegensatze zur Ratte und Maus ist hier fast ein Maximum des Vorkommens. Die Glandula submaxillaris und retrolingualis sind fast vollkommen von braunem Fett bedeckt.

Ein Blick auf Fig. 1 T. XVI, welche seine Anlage am Halse in vergrössertem Massstabe darstellt, giebt ein Bild von der kolossal starken Entwicklung des Organs an dieser Stelle. Das braune Fett und die Drüsen wurden bei der Zeichnung nach Aussen umgeschlagen, um auch den Verlauf des Ductus submaxillaris und der Gefässe erkennen zu lassen. Aus der Figur kann man dann weiter noch ersehen, wie die verschiedenen Anhäufungen unter einander in Verbindung stehen. Man sieht deutlich dass Verbindungsbrücken von der Halsanhäufung zur Anlage in der Achselhöhle gehen, und ebensolche zu der im Thorax. Die Anlage in der Achselhöhle steht dann wieder in Verbindung mit dem Teil auf dem Rücken zwischen den beiden Schulterblättern. Dieser Zusammenhang kommt zu Stande durch Fettanhäfuungen, die zwischen den oberflächlichen und tiefen Rückenmuskeln liegen. An der Eintrittsstelle des braunen Fettes in die Brusthöhle liegt meistens eine Lymphdrüse; Fig. 1, T. XVI.

Fig. 11 T. XVII stellt ein Habitusbild der Fettanlage auf dem Rücken dar. Man erkennt deutlich, wie das protoplasmareiche typische Gewebe des braunen Fettes allmählig in gewöhnliches, weisses Fettgewebe übergeht. Allerdings ist hier noch eine Abgrenzung gegen die Umgebung vorhanden, aber man kann doch erkennen, dass fast ein ganzer Lappen des Organes zu gewöhnlichem Fett geworden ist und findet auch den allmähligen Uebergang.

Die Querschnittserie durch die vordere Körperhälfte einer erwachsenen Haselmaus habe ich schon in der Einleitung erwähnt; dieselbe gab für die Topographie des braunen Fettes sehr instructive Bilder.

Nächst der Haselmaus konnte ich auch eine grössere Zahl (6 Stück) Gartenschläfer (Myoxus nitela) untersuchen. Da dieselben meines Wissens bei Basel nicht vorkommen und auch sonst ziemlich schwer zu bekommen sind, bin ich meinem Onkel Herrn Dr. J. J. Koch in Creil (Oise) zu besonderem Dank verpflichtet, da er mir alle untersuchten Exemplare teils lebend, teils in Formol konserviert zusandte. Von den Tieren befand sich eines während des Transportes im Winterschlaf; beim Auspacken machte es leichte Bewegungen, wachte aber nicht ganz auf. Ich liess es dann noch 14 Tage schlafen, ohne ihm Nahrung zu reichen; dann wurde es getötet. Die angestellten Unter-

suchungen erstreckten sich über folgende Zeiten: 1. und 3. September 1899, 9. September 1900, 2. April 1901.

Alle untersuchten Tiere zeigten ungefähr das gleiche Bild wie die Haselmaus; nur ist vielleicht die Ansammlung am Halse verhältnismässig schwächer. Der im Winterschlaf getötete Gartenschläfer zeigte keine bedeutenden Abweichungen; bei ihm fand sich nur die Anlage an den Nieren und Lenden sehr schwach ausgebildet. Alle Anlagen zeigten eine dunkel gelb-braune Farbe.

Merkwürdigerweise konnte ich trotz aller Anstrengung nicht in den Besitz eines Siebenschläfers (Myoxus glis) gelangen. Ein paarmal hatte ich allerdings Angebote; auf eine sofortige Bestellung hin erhielt ich aber keine Antwort mehr, die Tiere waren jedenfalls in der Zwischenzeit schon verkauft worden. So kann ich in meiner jetzigen Arbeit über dieses Tier keine eigenen Untersuchungen bringen. Natürlich werde ich nicht versäumen, diese Unterlassung nachzuholen, sobald sich irgendwie eine Gelegenheit dazu darbieten wird. Wenn man übrigens bei den früheren Autoren nachforscht, kommt man zu dem Resultate, dass sich hier die Verhältnisse ähnlich gestalten wie bei den verwandten Arten.

Hatten die bis jetzt angeführten Tiere alle das braune Fett gut ausgebildet, so können wir bei dem nun folgenden Eichhörnchen (Sciurus vulgaris) nicht das Gleiche sagen. Ich untersuchte zwei Stück, am 5. und 10. Mai 1899. Am Halse, auf dem Rücken, in der Achselhöhle und der Inguinalgegend fand ich gar kein braunes Fett, an allen jenen Stellen fanden sich nur Lager von weissem Fett vor. Dagegen waren schwache Anlagen von braunem Fett im Thorax, am Abgang der grossen Herzgefässe und zu beiden Seiten der Wirbelsäule. Diese meine Untersuchung stimmt mit den Befunden überein, die 1863 Hirzel und Frey (31) auch gemacht haben. Meine untersuchten Tiere stammten aus Gebweiler i. Els.

Leider konnte ich von Eichhörnchen keine Embryonen erhalten. Es wäre mir nämlich von grossem Interesse gewesen, nachzusehen, ob auch bei ganz jungen Tieren und bei Embryonen gar keine Anlagen von braunem Fett vorhanden sind, oder ob sie sich vielleicht verhielten wie die Kaninchen und Katzen, d. h. dass sie ein sogen. Primitivorgan an den betreffenden Stellen

besässen, das sich dann vollkommen in weisses Fett umgewandelt hätte. Merkwürdig ist es auf alle Fälle, dass nur in der Brusthöhle braunes Fett vorkommt.

Aehnliche Verhältnisse fand ich beim Kaninchen (Lepus cuniculus), von denen ich zwei am 10. Juni 1899 untersuchte. Beide Tiere waren ausserordentlich gut genährt und zeigten einen enormen Panniculus adiposus. Nirgends aber konnte ich trotz eifrigen Nachsuchens Anlagen von braunem Fett entdeken. Am 30. September 1901 gelangte dann noch ein ziemlich abgemagertes Tier zur Untersuchung, und zwar mit dem gleichen Resultate. Diese Verhältnisse nun lassen sich ja leicht erklären, da sich ja beim Fötus die Primitivorgane finden, die sich dann einige Monate nach der Geburt vollkommen zu weissem Fett umbilden.

Ganz abweichend von diesen Befunden waren die Ergebnisse der Untersuchung bei Lepus timidus. Ich untersuchte ein Tier am 20. Oktober 1901. An allen typischen Stellen fand ich deutliche Anlagen von braunem Fett. Wenn dieselben auch nicht sehr stark waren, so waren sie doch deutlich zu erkennen.

Aehnliche, wenn auch etwas abweichende Verhältnisse wie beim Kaninchen, fand ich beim Meerschweinchen (Cavia cobaya). Von diesen Tieren gelangten sieben zur Untersuchung, 16. Juni 1899, und 18. Februar 1901. Von den am 18. Februar untersuchten Tieren zeigten fünf Stück in der Achsel- und Inguinalgegend gar kein braunes Fett. Bei vieren fand sich an den Nieren eine ganz schwache Andeutung desselben von der typischen Farbe; mit Ausnahme von dreien zeigten dagegen alle übrigen schwache Rudimente in der Brusthöhle; eines endlich hatte auch ganz schwache Andeutungen in der Achselhöhle. Bei dem Tiere von 16. Juni hatte ich gar kein braunes Fett gefunden. Ich deute mir diese schwachen Anlagen des braunen Fettes einfach als Ueberbleibsel des beim Fötus gut und stark ausgebildeten Primitivorganes (s. Fig. 9 und 10 Taf. XVII); dasselbe kann bei einzelnen Individuen ganz sich in weisses Fett umwandeln, bei andern dagegen bleiben an dieser oder jener Stelle Reste des Primitivorganes bestehen. Ob diese Reste gelegentlich auch noch verschwinden können, oder ob sie, wenn einmal vorhanden, während des ganzen Lebens persistieren, vermag ich nicht anzugeben.

Sehr gespannt war ich auf die Untersuchungen des bekanntesten aller Winterschläfer, des Murmeltieres Arctomys marmota). Ich konnte von diesen Tieren zwei untersuchen, eines am 27. Oktober 1899, also kurz vor dem Winterschlafe und eines am 23. März 1900, also kurz vor dem Erwachen. Das letztere Tier stand von dem Momente des Einschlafens bis zu seinem Tode unter meiner genauen Kontrolle; während der ganzen Dauer des Schlafes hat es absolut keine Nahrung zu sich genommen.

Ich hatte erst die Absicht, das erstere Tier zu operieren, d. h. alle Anlagen des braunen Fettes zu entfernen und zu sehen, was für einen Einfluss dies auf den Winterschlaf haben könnte. Bei dem Vordringen durch die Muskulatur aber ergab sich die vollkommene Unmöglichkeit dieses Vorhabens. Ich hätte nur verhältnismässig kleine Stücke entfernen können, denn die Extirpation der tiefer liegenden Teile hätte zu grosse Zerstörungen der Muskulatur und zu starke Blutungen zur Folge gehabt. So entschloss ich mich denn, die Operation abzubrechen; aber noch in der Narkose, d. h. vor dem Tode wurden Stücke des braunen Fettes von Herrn Prof. Metzner und mir lebend fixiert.

Wie schon bekannt, war das braune Fett ganz gewaltig entwickelt. So am Halse, auf dem Rücken, in der Achselhöhle, in der Brusthöhle, an den Nieren und in der Inguinalgegend fanden sich kolossale Ansammlungen von braunem Fett. In Bezug auf die Lage ergab sich in sofern eine Differenz von den bisher untersuchten Tieren, als die Anlage auf dem Rücken nicht an der gewöhnlichen Stelle zwischen den Schulterblättern lag, sondern vor denselben, d. h. kopfwärts. Alle Teile hingen unter einander durch mächtige Verbindungsbrücken zusammen. Zu erwähnen ist auch noch, dass auf dem Rücken keine Ansammlungen zwischen Haut und oberflächlicher Muskulatur lag, sondern erst unter dem M. trapezius.

Das am 23. März 1900 secierte Tier bot eine ganze Reihe interessanter Erscheinungen. Ich habe im historischen Teil schon einzelne Daten angeben, will dieselben der Vollständigkeit halber hier aber noch einmal im Zusammenhang wiederholen. Seine Körpertemperatur betrug + 11° C; die Zahl der Herzschläge 29 pro Minute. Darm und Magen waren vollkommen leer, nur der Blinddarm war stark gefüllt, ebenso die Gallenblase. Die

Leber war etwas verfettet. Es war unmöglich, das Tier durch Chloroform zu töten. Es lag über eine Stunde in einer vollständig geschlossenen, mit Chloroformdämpfen gesättigten Glasglocke, ohne irgend eine Aenderung seines Zustandes zu zeigen. Auf Berührungen oder Kneifen reagierte es gar nicht. Das Gefühl musste bei ihm überhaupt herabgesetzt gewesen sein, denn ich konnte es mit Nägeln auf dem Secierbrett festnageln und seine Brusthöhle öffnen, ohne dass es die geringsten Zeichen von Schmerz äusserte. Ich tötete es dann durch Durchschneidung der Aorta. Das braune Fett fand sich an allen schon angeführten Stellen und zwar noch in ungeheuren Massen. Eine Verminderung desselben oder gar eine Reduktion bis auf einige fibröse Stränge, wie dies einige Autoren angeben, konnte ich nirgends wahrnehmen. Die Farbe war graubraun Ich kann hier noch die merkwürdige Thatsache erwähnen, dass das braune Fett dieses nach dem Schlafe getöteten Tieres bedeutend fettreicher war als das des Tieres vom 27. Oktober.

Bei beiden Tieren konnte ich deutlich, besonders an der Verbindungsbrücke zwischen Hals- und Rückenanlage, den Übergang von braunem in weisses Fett beobachten, sodass die Abgrenzung des braunen Fettes gegen das weisse keine scharfe mehr war.

Gerne hätte ich noch einige weitere Tiere untersucht; ich war auch schon mit einem Bergführer in Kandersteg wegen zweier Tiere in Unterhandlung. Dieselbe wurde aber durch den Tod desselben durch Absturz unterbrochen. Inzwischen war die Jahreszeit soweit vorgerückt, dass an ein Fangen von Murmeltieren nicht mehr zu denken war. In Gefangenschaft gehaltene Tiere wollte ich zu meinen Untersuchungen nicht verwenden, da ich nicht sicher bin, ob die durch längere Gefangenschaft doch bedeutend veränderte Lebensweise nicht einen Einfluss auf die Ausbildung unseres Untersuchungsgegenstandes hat.

Die grösste Schwierigkeit machte mir das Besorgen von Hamstern. Trotz aller erdenklichen Mühe konnte ich lange nicht in den Besitz dieses doch gerade im Elsass so häufigen Tieres gelangen. Endlich erhielt ich durch die gütige Vermittelung von Herrn Prof. Metzner zwei Exemplare aus Strassburg. In Folgendem teile ich den Sektionsbefund des einen Tieres mit.

Dasselbe war ein ausgewachsenes Männchen. Die Untersuchung geschah am 30. September 1901. Der Befund über-

raschte mich einigermassen. In der Inguinalgegend fand ich trotz eifrigen Suchens gar kein braunes Fett. Die ganze Gegend dort war von weissem Fett eingenommen. An den Nieren fand ich nur links eine ganz schwache Andeutung von braunem Fett um die Arteria suprarenalis herum; während rechts nur weisses Fett vorhanden war. Die ganze Bauchhöhle war sehr reich an weissem Fett, wie denn überhaupt der Ernährungszustand des Tieres ein ganz ausgezeichneter war. Starke Ansammlungen von braunem Fett fanden sich dann aber im Thorax und zwar folgendermassen verteilt. Um den Ursprung und Eintritt der grossen Herzgefässe lag eine starke Anhäufung; dieselbe folgte einerseits dem Verlauf der Aorta und der Vena cava inf., anderseits stieg sie nach oben bis zur Innenfläche des Manubrium sterni; von hier aus erstreckten sich dann grössere oder kleinere Inseln von braunem Fett zu beiden Seiten der Innenfläche des Sternums, namentlich in den Sinus lunati nach abwärts. Die Züge an der Aorta und der Vena cava inf. reichen auch bis zum Sternum. Dann finden sich auch noch Anlagen des braunen Fettes rechts und links zu beiden Seiten der Wirbelsäule und hauptsächlich an den Ansätzen der capitula costarum an die Wirbelkörper.

Aussen am Halse fand sich eine ziemlich starke Anhäufung von braunem Fett, aber im Verhältnis doch nicht so mächtig entwickelt wie bei der Haselmaus. Diese Anlage erstreckte sich nach unten bis zum oberen Rande des Sternums, stand aber mit dem braunen Fett im Tharax nicht in Verbindung. Sie setzte sich dann in die Anhäufung in der Achselhöhle fort, die ziemlich gut ausgebildet war.

Am voluminösesten erwies sich die Anlage auf dem Rücken. Das braune Fett war hier in drei Schichten gelagert. Die oberflächlichste lag direct zwischen Haut und Muskulatur, die mittlere unter dem Trapezius und die tiefste unter allen Rückenmuskeln direkt auf den Rippen. Die Farbe war an allen Stellen eine braun gelbrote

Ein Vergleich dieser Untersuchungen mit den Angaben Sulzers (6) zeigt eine gute Uebereinstimmung der Beobachtungen. Sulzer (6) scheint nur die Anlagen im Thorax nicht gesehen zu haben. Ob die Anlagen an den Nieren und in der Inguinalgegend überhaupt nicht vorhanden waren, oder ob sie es

nur als Primitivorgane sind, lässt sich ohne Embryonen und Foeten nicht unterscheiden. Wenn mir das zu einer solchen Arbeit nötige Material zugänglich werden sollte, werde ich vielleicht an anderer Stelle im Stande sein, darüber zu berichten.

Dies wären die Befunde bei den von mir untersuchten Nagetieren; ich wende mich nun zur Betrachtung der Insektivoren. Ich werde der Einfachheit halber auch die untersuchten Fledermäuse hier anführen, die man ja eigentlich auch systematisch ganz gut zu den Insektivoren rechnen könnte.

Erinaceus europaeus. Ich konnte sechs Stück dieser Tiere untersuchen. Fünf davon erhielt ich von meinem Onkel, Herrn Alfred Bourcart, aus Gebweiler i. Els., einen von Herrn Tierarzt Dr. K. Wolffhügel aus Freiburg i. B. Die Zeiten der Untersuchung waren: 12. und 15. Mai und 18. September 1899; 22. März 1900; 27. März und 16. April 1901. Von den untersuchten Tieren waren vier ♂. Bei allen fand ich die Anlage des braunen Fettes auf dem Rücken, am Halse, in der Achselhöhle und im Thorax wohl ausgebildet. Fig. 2. T. XVI bietet ein Bild von der Anlage auf dem Rücken. Nicht konstant aber war das Vorkommen an den Nieren und in der Inguinalgegend. Bei dem am 27. März 1901 untersuchten Tiere fehlte die Anlage an den Nieren und in der Inguinalgegend vollkommen, und die Stellen waren von weissem Fett eingenommen. Der am 16. April 1901 untersuchte Igel dagegen zeigte auch an diesen Stellen deutliche Anlagen; die Anhäufungen an den Nieren waren allerdings ziemlich stark verfettet. Sollte dies nicht ein Zeichen sein, dafs das Fehlen des braunen Fettes an diesen Orten bei anderen Igeln auf einen Uebergang des braunen in weisses Fett zurückzuführen sei? Dieser letzte untersuchte Igel war während des ganzen Winters unter meiner Kontrolle. Wie alle meine Winterschläfer erhielt er während des Winterschlafes keine Nahrung, überdauerte denselben aber ganz gut. Einen Schwund des braunen Fettes bis auf einige "fibröse Stränge", wie ihn Carlier (38) beobachtete und in seiner Arbeit beschrieb, habe ich nicht gefunden. Bei einem Tiere, das ich noch im Winterschlaf tötete, am 22. März 1900, zeigte das braune Fett die Farbe einer Fettleber.

Von Herrn Dr. K. Wolffhügel erhielt ich ein in Alkohol konserviertes Exemplar von Tupaia ferruginea Wagner,

var. Chrysura Günther aus Ost-Sumatra. Leider konnte ich nicht konstatieren, ob Anhäufungen, die sich auf dem Rücken, am Halse und in den Achselhöhlen fanden, auch braunes Fett seien. Die Konservierung in Alkohol hatte die Farbe und das Aussehen vollkommen verändert und auch histologisch erwiesen sich die herausgenommenen Stücke als nicht verwendbar. Ich kann daher nur die Vermutung aussprechen, dafs es sich um Anhäufungen von braunem Fett handelte.

Sehr leicht zugänglich war mir Talpa europaea. Ich untersuchte von diesen Tieren 12 Stück, und zwar am 7. Juni und am 17. Juni 1899; 13. März, 11., 12. und 23. April 1900. Bei allen untersuchten Tieren fand sich das braune Fett an allen typischen Stellen gut ausgebildet. Etwas besonderes ist nicht zu bemerken.

Fledermäuse waren in Basel sehr schwer zu erhalten. Ich konnte nur zwei Exemplare von Vespertilio mystacinus untersuchen und zwar am 14. September 1899 und am 6. April 1900. Bei beiden war das braune Fett sehr stark entwickelt: besonders die Anlage auf dem Rücken war mächtig ausgebildet. In der Inguinalgegend fehlte sie vollkommen.

Ich untersuchte dann noch zwei sumatranische Fledermäuse: Cynopterus marginatus Geoff. und zwar von diesen drei Exemplare und Rhinolophus affinis Horsfield, die alle in Alkohol konserviert waren. Ich glaube, mit Bestimmtheit sagen zu können, dass auch sie Anlagen von braunem Fett haben, es fanden sich wenigstens an den typischen Stellen Anhäufungen, die ich nur als braunes Fett deuten kann, allerdings mit Reserve, denn eine histologische Untersuchung war auch bei diesen Exemplaren wegen der Konservierung ausgeschlossen. Interessant wäre es, zu wissen, ob diese tropischen Formen ein Stadium durchmachen, das dem Winterschlaf unserer einheimischen Tiere entspricht, und in welchem Zusammenhange dann dieser Zustand der Ruhe mit der Ausbildung des braunen Fettes sei.

Ich führe jetzt in Folgendem noch die Sectionsbefunde einiger Tiere an, die ich zufällig untersuchen konnte, die aber, mit Ausnahme des Dachses, nicht eigentlich in den Rahmen dieser Arbeit gehören. Dennoch ist es vielleicht nicht uninteressant, auch von diesen Tieren zu wissen, ob sie braunes Fett besitzen oder nicht.

Am 9. und 16. November 1899 untersuchte ich ein Wiesel und einen jungen Marder, beide in Alkohol konserviert. Auf dem Rücken und am Halse fand ich nichts; dagegen sah ich an beiden Seiten des Thorax und in der Inguinalgegend Anhäufungen, die ich für braunes Fett halten würde. Bestimmtes wage ich allerdings nicht zu sagen, da ich die betreffenden Tiere nicht histologisch untersuchen konnte.

Am 14. November 1899 untersuchte ich dann noch eine ausgewachsene Katze. Dafs die älteren Foeten sowie die Neugeborenen im Besitz eines sogenannten Primitivorganes sind, war ja schon lange bekannt. Ich untersuchte daher die erwachsene Katze hauptsächlich aus dem Grunde, um zu erfahren, ob sich die Primitivorgane verhielten wie bei Kaninchen, d. h. ob sie sich nach der Geburt vollkommen in weisses Fett verwandelten. Dies scheint allerdings der Fall zu sein. An keiner Stelle fand ich auch nur eine Spur braunen Fettes; dasselbe war vollkommen durch weisses ersetzt worden.

Durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. K. Wolffhügel erhielt ich am 2. November 1900 einen ausgewachsenen, männlichen Dachs. Die Untersuchungen an diesem Tiere führten in Bezug auf das braune Fett zu einem vollkommen negativen Resultate. Das Tier besass einen mächtigen Panniculus adiposus, nirgends aber war auch nur eine Andeutung von braunem Fett zu entdecken. Die Stellen, an denen es hätte liegen sollen, waren leicht rosa gefärbt, ich glaube aber nicht, dafs diese Verfärbung mit dem Schwunde des braunen Fettes in Beziehung steht.

Die Untersuchung zweier menschlicher Embryonen, deren Schnittserien mir Herr Prof. J. Kollmann zur Verfügung stellte, ergab nichts.

Ich lasse zum Schlusse meiner topographisch-anatomischen Betrachtung eine Tabelle der von mir und anderen Autoren untersuchten Tiere folgen. Bei den Eintragungen der nicht von mir selbst untersuchten Tiere konnte natürlich nicht die gleiche Genauigkeit herrschen, wie bei meinen eigenen Beobachtungen. Es kam oft vor, dafs in fremden Arbeiten wohl erwähnt ist, dafs das betreffende Tier im Besitz einer Anlage des braunen Fettes sei; diese Angabe war aber dann alles, die genaue Lage an den verschiedenen Körperteilen war nicht angegeben. Bei allen diesen

Anführungen habe ich daher unter der Ueberschrift: „Bemerkungen“ eine kurze Notiz gemacht.

Ich hoffe, durch die auf die nächsten Seiten folgende Tabelle eine einigermassen erschöpfende Uebersicht über alle schon untersuchten schweizerischen und deutschen Nager und Insektivoren geben zu können. Wenigstens sind, glaube ich, von jeder Gattung, die bei uns vorkommt, einige Vertreter angeführt. Alle Species der Gattung Arvicola, Sorex, Vespertilio, etc. anzuführen, war mir leider nicht möglich. Ich hoffe aber, dass dies im Laufe der Zeit noch geschehen kann.

Die Anordnung der Tabelle ist wohl ohne weiteres klar. Unter der Rubrik „Thorax“ sind alle Anlagen in der Brusthöhle zusammengefasst.

Bei der Schilderung der Befunde der bis jetzt von mir untersuchten Embryonen will ich mich kurz fassen. Ich habe die Absicht, noch weitere genaue Studien an den Embryonen womöglich alle Nager und Insektivoren, die bei uns vorkommen, zu machen. Diese Arbeit wird aber jedenfalls längere Zeit in Anspruch nehmen, denn einerseits wird es oft sehr schwierig sein, frische Embryonen zu erhalten, andererseits benötigt man eines sehr umfangreichen Materiales.

Ich untersuchte bis jetzt Embryonen von Ratten, Meerschweinchen, Arvicola agrestis, Maulwurf, Kaninchen und Katze. Ein vollkommen negatives Resultat gaben mir die untersuchten, etwa zwei cm langen Embryonen von Arvicola. Ich fixierte die noch lebenden Tiere in Sublimat und stellte dann von ihnen Schnittserien her. Trotz des eifrigsten Nachsuchens aber konnte ich an keinem Schnitte die Anlage des braunen Fettes finden. Dies ist umso merkwürdiger, als ja die ausgewachsenen Tiere, wie wir gesehen haben, sehr starke Anlagen von braunem Fett besitzen.

Die Präparate, die ich von Rattenembryonen anfertigte, bestätigten vollkommen die Untersuchungen Hammars (88). Ich verweise hier nochmals auf Fig. 21 T. XVII, die die Anlage des braunen Fettes bei einer neugeborenen Ratte im Querschnitt darstellt. Das Präparat wurde mit dem Gefriermikroton geschnitten und dann mit Sudan III und Haemalaun gefärbt. Ich habe mich bemüht, auf meiner Zeichnung möglichst genau die Färbung wiederzugeben, wie sie am Original ist, und hoffe,

Name des Tieres	Name des Untersuchers	Datum	Hals-anlage	Rücken-anlage	Achsel-höhle	Thorax	Nieren-gegend	Inguinal-gegend	Bemerkungen
Mus decumanus	Sulzer	?	?	+	?	?	?	?	
„	Jacobson	?	?	?	?	?	?	?	Vorhandensein d. braunen Fettes nur bemerkt.
„	Hammar	?	+	+	+	+	+	+	Schwarz-weisse Abart.
„	Auerbach	16. 5. 1899	+	+	+	+	+	+	„ „ „
„	„	6. 6. 1899	+	+	+	+	+	+	„ „ „
„	„	25. 8. 1899	+	+	+	+	+	+	
„	„	28. 9. 1899	+	+	+	+	+	+	„ „ „
„	„	21. 11. 1899	+	+	+	+	+	+	Schwarz-weisse Abart. Viel weisses Fett.
„	„	15. 1. 1900	+	+	+	+	+	+	
„	„	6 9. 1900	+	+	+	+	+	+	3 Stück in Creil (Oise).
„	„	6 11 1900	+	+	+	+	+	+	Schwarz-weisse Abart.
„	„	20. 11. 1900	+	+	+	+	+	+	Die mit Prof. Metzner operierte Ratte.
„	„	1. 12. 1900	sehr schwach	+	+	+	+	+	Schwarz-weisse Abart.
„	„	3. 1. 1901	schwach	+	+	+	+	+	„ „ „
„	„	18. 2. 1901	+	+	+	+	+	+	Schwarz-weisse Abart. 4 Stück.
„	„	16. 4. 1901	+	sehr stark	+	+	+	+	Schwarz-weisse Abart.
Mus rattus ♂	„	11. 12. 1900	+	+	+	+	+	+	
„ ♂	„	12. 12. 1900	+	+	+	+	+	+	
„ ♂	„	15. 12. 1900	+	+	+	+	+	+	2 junge Exemplare.
Mus musculus	Affanasiew	?	?	?	?	?	?	?	Nur eine Angabe über das Vorkommen v. braunem Fett.
„	Auerbach	30. 3. 1900	+	+	+	+	+	+	
„	„	14. 12. 1900.	+	+	+	schwach	schwach	+	
„	„	12. 7. 1899	+	+	+	+	+	+	

Name des Tieres	Name des Untersuchers	Datum	Halsanlage	Rückenanlage	Achselhöhle	Thorax	Nierengegend	Inguinalgegend	Bemerkungen
Arvicola agrestis	Auerbach	17. 6. 1899	+	stark	+	+	+	+	3 Exemplare.
Myoxus muscardinus	,,	3. 4. 1899	sehr stark	+	+	+	+	+	
,, ,,	,,	15. 9. 1899	,,	+	+	+	+	+	
,, nitela	Prunelle	?	?	?	?	+	?	?	
,, ,,	Auerbach	1. 9. 1839	+	+	+	+	+	+	Creil (Oise)
,, ,,	,,	3. 9. 1899	+	+	+	+	+	+	,, ,, 3 Exemplare
,, ,,	,,	9. 9. 1900	+	+	+	+	+	+	,, ,,
,, ,,	,,	2. 4. 1901	+	+	+	+	sehr schwach	sehr schwach	,, ,,
Myoxus avellanarius Syn.	Marshall Hall	?	?	?	?	?	?	?	Nur das Vorhandensein angegeben.
Myoxus glis	?	?	?	?	?	?	?	?	Mir bis jetzt nicht bekannt.
Sciurus vulgaris	Hirzel und Frey	?	?	?	?	+	?	?	
,, ,,	Auerbach	5. 5. 1899	—	—	—	+	—	—	Gebweiler i. Els.
,, ,,	,,	10. 5. 1899	—	—	—	+	—	—	,, ,,
,, volans Syn.	Pallas	?	?	?	+	?	?	?	
Lepus cuniculus	Ehrmann	?	?	+	?	?	?	?	Nicht konstant.
,, ,,	Auerbach	10. 6. 1899	—	—	—	—	—	—	2 fette Exemplare.
,, ,,	,,	30. 9. 1901	—	—	—	—	—	—	Mageres Exemplar.
,, timidus	,,	12. 10. 1901	+	+	+	+	+	+	Alle Anlagen schwach.
,, alpinus	Pallas	?	?	?	?	?	?	?	Vorkommen nur erwähnt.
Cavia cobaya	Meckel	?	?	?	?	?	?	+	Nicht konstant.
,, ,,	Hammar	?							
,, ,,	Auerbach	16. 5. 1899	—	—	—	—	—	—	
,, ,,	,,	18. 2. 1901	—	—	sehr schwach bei 1 Exemplar.	sehr schwach bei 2 Exemplaren	schwach bei 4 Exempl.	—	5 Exemplare.

Name des Tieres	Name des Untersuchers	Datum	Halsanlage	Rückenanlage	Achselhöhle	Thorax	Nierengegend	Inguinalgegend	Bemerkungen
Arctomys marmota.	Velsch	?	—	—	—	+	—	—	
„ „	Harder	?	—	+	Unter den Brustmuskeln.	—	+	—	
„ „	Scheuchzer	?	?	?	?	?	+	?	
„ „	Prunelle	?	?	?	?	+	?	?	
„ „	Tiedemann	?	Unter den Claviculae und Brustmuskeln.	?	+	+	?	?	
„ „	Buffon	?	?	+	?	?	+	?	
„ „	Hirzel und Frey	?	+	+	+	+	?	?	
„ „	Affanasiew	?	?	?	?	?	?	?	Vorhandensein nur erwähnt.
„ „	Auerbach	27. 10. 1899	+	+	+	+	+	+	
„ „	„	23. 3. 1900	+	+	+	+	+	+	
„ „	Pallas	?	Unter den Brustmuskeln	—	+	+	+	—	
Affinis Russo Asiatica. Cricetus frumentarius	Sulzer	?	+	+	+	—	—	—	
„ „	Auerbach	30. 9. 1901	+	+	+	+	schwach	—	
Castor fiber	Tiedemann	?	Unter den Brustmuskeln.	—	+	+	—	—	
Spermophilus citillus	Horvath	?	Auf der Brust	+	—	—	—	—	
Citillus Syn.	Pallas	?	?	?	?	?	?	?	Vorkommen nur erwähnt.
Mus. {Lemmus Syn. Myosis lemmus	„	?	+	—	—	—	—	—	
Mus Lagurus Syn.	„	?	—	—	+	—	—	—	
Mus. arenarius Syn.	„	?	+	—	+	—	—	—	
Mus songarus Syn.	„	?	+	—	+	—	—	—	

Name des Tieres	Name des Untersuchers	Datum	Hals-anlage	Rücken-anlage	Achsel-höhle	Thorax	Nieren-gegend	Inguinal-gegend	Bemerkungen
Mus iaculus Syn.	Pallas	?	+	—	—	—	—	+	
Mus. vagus Syn.	„	?	+	—	+	—	—	—	
Mus caraco Syn.	„	?	+	—	—	—	—	—	
Hypudaeus arvalis Syn.	„	?	?	?	?	?	?	?	Vorkommen nur erwähnt.
Erinaceus europaeus	Prunelle	?	?	?	?	+	?	?	
„ „	Tiedemann	?	?	?	?	+	?	?	Vorkomm nur erwähnt.
„ „	Meckel	?	?	+	?	+	?	?	
„ „	Jacobson	?	?	?	?	?	?	?	Lage nicht genau angegeben.
„ „	Hirzel und Frey	?	?	?	?	?	?	?	„ „ „ „
„ „	Affanasiew	?	?	?	?	?	?	?	„ „ „ „
„ „	Carlier	?	+	+	+	+	—	—	
Erinaceus europaeus ♂	Auerbach	12. 5. 1899	+	+	+	+	+	+	Gebweiler i. Els
„ „ ♀	„	15. 5. 1899	+	+	+	+	+	+	„ „
„ „	„	18. 9. 1899	+	+	+	+	+	+	Junges Tier.
„ „	„	22. 3 1900	+	+	+	+	+	+	Alle Anlagen ziemlich schwach.
„ „ ♀	„	27. 3. 1901	+	+	+	+	—	—	
„ „ ♂	„	16. 4. 1901	+	+	+	+	schwach	schwach	
Tupaia ferruginea	„	9. 6. 1899	?	?	?	?	?	?	Vorhandensein der Anlage fraglich.
Talpa europaea	Jacobson.	?	?	?	?	?	?	?	Vorhandensein nur erwähnt.
„ „	Auerbach	7. 6. 1899	+	+	+	+	+	?	
„ „	„	17. 6. 1899	+	+	+	+	+	?	
„ „	„	13. 3. 1900	+	+	+	+	+	?	

Name des Tieres	Name des Untersuchers	Datum	Hals-anlage	Rücken-anlage	Achsel-höhle	Thorax	Nieren-gegend	Inguinal-gegend	Bemerkungen
Talpa europaea	Auerbach	11. 4. 1900	+	+	+	+	+	?	
„ „	„	12. 4. 1900	+	+	+	+	+	?	
Sorex spec.	Jacobson	?	?	?	?	?	?	?	Vorkommen nur erwähnt.
Vespertilio murinus	Prunelle	?	?	?	?	+	?	?	
„ „	Hirzel und Frey	?	?	?	?	?	?	?	Vorkommen nur erwähnt.
„ noctula	Marshal Hall	?	?	?	?	?	?	?	„ „ „
„ auritus	Hirzel und Frey	?	?	?	?	?	?	?	„ „ „
„ mystacinus	Auerbach	14. 9. 1899	+	+	+	+	+	—	
„ „	„	6. 4. 1900	+	+	+	+	+	—	
Cynopterus marg. ♀	„	1. 9. 1899	?	?	?	?	?	?	Vorhandensein nicht bestimmt anzugeben, aber wahrscheinlich.
„ „ ♂	„	10 12. 1900	?	?	?	?	?	?	do.
„ „ ♀	„	11. 12. 1900	?	?	?	?	?	?	do.
Rhinolophus affinis	„	2. 1. 1901	?	?	?	?	?	?	do.
Wiesel	„	9. 11. 1899	?	?	?	?	?	?	do.
Marder	„	16. 11. 1899	?	?	?	?	?	?	do.
Felis domistica	Hammar	?	—	—	—	—	—	—	
„ „	Auerbach	14. 11. 1899	—	—	—	—	—	—	
Meles taxus	Jacobson	?	—	—	—	—	—	—	
„ „	Auerbach	2. 11. 1900	—	—	—	—	—	—	
Menschl. Embryo v. 50 mm	„	14. 3. 1900	—	—	—	—	—	—	
„ „	„	15. 3. 1900	—	—	—	—	—	—	

dadurch die Schönheit dieser Methode einigermafsen zeigen zu können und zur Nachahmung zu empfehlen. Leider konnte ich durch die Nierengegend keine Schnitte anfertigen, da ja die Stücke nicht eingebettet werden können und beim Schneiden alle Organe aus dem Schnitt herausfallen würden. Die Methode empfiehlt sich also nur bei solchen Präparaten, bei denen ein fester Zusammenhang der verschiedenen Organe herrscht. Ich möchte hier gleich noch auf einige andere Schwierigkeiten aufmerksam machen. Die in Formol-Müller fixierten Stücke verlieren, wenn sie zu lange in der chromsäurehaltigen Flüssigkeit liegen bleiben, ihre Tingierungsfähigkeit für Haemalaun und Haematoxylin, sodafs man bei solchen Schnitten nur eine unschöne, schmutzige Blaufärbung erzielt. Um dies zu vermeiden, fixiere ich jetzt die Stücke, wenn es nicht auf feinere histologische Details ankommt, einfach in 10 % Formol.

Grossen Aerger erlebt man beim Schneiden von sehr stark verfetteten Anlagen des braunen Fettes. Dasselbe gefriert unter dem Aethergebläse des Gefriermikrotoms nicht hart genug, sodafs man entweder gar keine oder nur sehr dicke Schnitte erhält. In solchen Fällen mufs man dann wieder zur Fixierung mit Osmiumsäure zurückkehren.

Sehr schöne Bilder über die Anlage des braunen Fettes gab mir eine lückenlose Schnittserie, die ich durch einen cirka vier cm langen Kaninchenfoetus legte. Das Tier wurde in Pikrinsäure-Sublimat fixiert, mit Alauncochenille durchgefärbt und in Paraffin eingebettet. Fig. 5, 6 und 7. Taf. XVI zeigen die Anlagen des Primitivorganes am Unterkiefer, am Halse und auf dem Rücken. Ich habe auf den Zeichnungen das braune Fett, des deutlichen Hervortretens wegen, schwarz angelegt. Man erkennt aus den Schnitten, wie allmählig die Anlage am Halse in die auf dem Rücken übergeht.

Von den untersuchten Maulwurfsembryonen bringe ich hier nur eine kleine Skizze, die das blossgelegte braune Fett auf dem Rücken eines fast ausgetragenen Foetus darstellt Fig. 8. Taf. XVI.

Fig. 9 und 10, Taf. XVII zeigen alle Anlagen des braunen Fettes bei einem fast ausgetragenen Meerschweinchenfoetus in natürlicher Gröfse. Ich liefs die Tiere in einem Kältegemisch

steif frieren und zerlegte sie dann mit der Säge in Horizontal- und Sagittalschnitte.

Die Primitivorgane der neugeborenen Katze sind schon so bekannt und so gut beschrieben, dafs ich sie hier nicht noch einmal anzuführen brauche.

Wie schon oben gesagt, habe ich die Absicht, die histologische Entwicklung des braunen Fettes aus dem embryonalen Bindegewebe bei einer möglichst grossen Auswahl von Embryonen der verschiedensten Tiere und in den verschiedensten Entwicklungsstadien weiter zu verfolgen. Deshalb habe ich mich an dieser Stelle mit den kurzen Angaben und den Zeichnungen begnügt.

Bei der Schilderung des miskroskopischen Baues des braunen Fettes kann ich sehr allgemein verfahren. So viele verschiedene Tiere ich auch histologisch untersuchte, immer kehrte das gleiche miskroskopische Bild wieder. Die Zellen des braunen Fettes unterscheiden sich bei den verschiedenen Species im wesentlichen nur durch ihre Grösse von einander. Man ist z. B. nicht im Stande zu sagen, ob ein Präparat von einer Fledermaus oder einer Hausmaus stammt.

Die Fixierungs- und Färbemethoden, die ich anwandte, habe ich bereits in der Einleitung geschildert. Die schönsten Präparate erhielt ich von Herrn Prof. Dr. R. Metzner (92). Fig. 12 Taf. XVII, die eine einzelne Zelle aus dem braunen Fette des Murmeltieres wiedergiebt, läfst die Art der Färbung genau erkennen. Da die Zellen beim Murmeltier am gröfsten sind, eignet sich dieses Objekt am besten zur histologischen Untersuchung.

Ich habe nicht die Absicht, hier nochmals eine Beschreibung des mikroskopischen Baues des braunen Fettes zu geben. Es existieren eine solche Menge guter Beschreibungen desselben, dafs ich nur wiederholen könnte. Nur einige Punkte will ich erwähnen, da sie eine Bestätigung früherer Beobachtungen bieten.

Bei keiner Zelle konnte ich, selbst nicht mit den stärksten Vergrösserungen, eine Zellmembran erkennen. Ich nehme daher an, dafs dieselbe vollkommen fehlt.

Jede Zelle besitzt einen grofsen rundlichen Kern, der bei mäfsigem Fettgehalt mehr im Centrum, bei starker Verfettung an der Peripherie liegt. Die Kerne sind im Schnitt rund oder

oval. Sie scheinen ein feines Chromatinnetz zu besitzen, in dem mehrere (6 u. mehr) Kernkörperchen liegen. Fig. 16 Taf. XVII zeigt Kerne aus dem braunen Fett des Murmeltieres bei starker Vergrösserung. Die Breite des einen betrug 0,00630 mm. seine Länge 0,01170 mm.

Fig. 12 Taf. XVII lässt deutlich erkennen, wie die feinsten von Osmiumsäure geschwärzten Fetttröpfchen genau der Gröfse der Zellgranula entsprechen. Allmählig werden die Tröpfchen grösser, einzelne kleine fliefsen zu einem grofsen Tropfen zusammen, und so erhalten wir das Bild Fig. 20 Taf. XVII. Geht die Verfettung noch weiter, so wird endlich das Protoplasma der Zelle ganz an den Rand gedrängt, und so erhalten wir Bilder, wie sie die Fig. 17, 18, 19 und 20 Taf. XVII, darstellen. Alle abgebildeten Zellen sind genau nach den Präparaten mit einem Zeichenocular gezeichnet.

Meine Injectionspräparate gaben die gleichen Bilder, wie sie Hammar (88) beschreibt und Toldt (53) abgebildet hat, d. h. jedes einzelne Läppchen des braunen Fettes besitzt ein in sich abgeschlossenes Gefässystem.

In Bezug auf die feinere Verzweigung der Nerven kann ich noch keinen Aufschluss geben. Ich bin gegenwärtig damit beschäftigt, eine vitale Färbemethode auszuprobieren und hoffe dann, den Verlauf der Nerven im braunen Fett verfolgen und beschreiben zu können.

Ueber die Bedeutung des braunen Fettes für die einzelnen Tiere habe ich mir keine bestimmte Meinung bilden können. Käme dasselbe nur bei Winterschläfern vor, so wäre ja die Ansicht Carliers (38), es sei ein Vorratsspeicher während der langen Dauer des Schlafes, die einleuchtendste. Als alleinige Bildungsstätte des weissen Fettes darf man es auch nicht ansehen da ja, wie Flemming nachgewiesen hat, sich dieses auch aus anderen Bindegewebszellen bilden kann. Gegen die Ansicht Carliers (38) spricht dann auch die Thatsache, dafs ja viele Nichtwinterschläfer, z. B. Ratte und Maus, im Besitz von braunem Fett sind, während es dem Dachs fehlt. Ich will hiermit durchaus nicht sagen, dass das braune Fett bei Winterschläfern nicht als Aufspeicherungsorgan dienen könnte, stimme dem viel-

mehr bei; dennoch aber glaube ich, dass es auch noch andere Funktionen haben muss, die wir bis jetzt nur noch nicht erkennen können.

Zusammenfassung.

Wenn wir kurz noch einen Blick auf die gesamte Arbeit werfen, so kommen wir zu folgenden Resultaten.

1. Es wurde eine möglichst grosse Zahl von Tieren untersucht und zwar 26 verschiedene Gattungen mit 102 Tieren. Es fand sich nun, dafs Anlagen von braunem Fett an allen typischen Stellen des Körpers sicher besitzen: 1. Mus decumanus, 2. Mus rattus, 3. Mus musculus, 4. Arvicola agrestis, 5. Myoxus muscardinus, 6. Myoxus nitela, 7. Lepus timidus, 8. Arctomys marmota, 9. Cricetus frumentarius, 10. Erinaceus europaeus, 11. Talpa europaea, 12. Vespertilio mystacinus. Nicht an allen typischen Stellen, aber doch an einigen findet sich braunes Fett bei: 1. Sciurus vulgaris, 2. Lepus cuniculus, 3. Cavia cobaya. Gar kein braunes Fett fand ich bei: 1. Melus taxus und 2. Felis domestica.

2. Aus meinen Untersuchungen geht hervor, dafs das Vorhandensein von braunem Fett nicht in bestimmter Beziehung zum Winterschlafe steht, indem dasselbe bei einigen Winterschläfern fehlt, dagegen aber bei vielen Nichtwinterschläfern wohl entwickelt ist.

3.) Das braune Fett braucht nach dem Winterschlafe nicht, wie Carlier (38) angiebt, sich bis auf einige fibröse Stränge zu reduzieren, sondern kann in grofser Ausdehnung bestehen bleiben.

4. Bei Ratte, Haselmaus und Murmeltier konnte ich einen deutlichen Uebergang von braunem in weifses Fett konstatieren.

5. Es ist nicht unbedingt notwendig, dafs den Winterschläfern (Murmeltier, Igel, Gartenschläfer) während der Dauer des Schlafes Nahrung gereicht wird. Die Tiere können auch ohne diese den Winter überdauern.

6. Auch ich konnte wieder bei einem schlafenden Murmeltier die starke Herabsetzung der Körpertemperatur ($+ 11^0$ C), die Verminderung der Herz- und Atemfrequenz und die Abnahme der Sensibilität konstatieren.

7. Von untersuchten Embryonen waren im Besitz eines sogen. Primitivorganes; 1. Ratten-, 2. Maulwurf-, 3. Kaninchen- und Katzenembryonen.

8. Der mikroskopische Bau ist bei allen untersuchten Tieren ein ausserordentlich einheitlicher. Die Zellen unterscheiden sich bei den verschiedenen Individuen hauptsächlich nur durch ihre Gröfse,

9. Die Zellen besitzen keine Zellmembran. Die Bildung der Fetttröpfchen hängt jedenfalls mit den Zellgranula zusammen.

Litteraturverzeichnis.

I. Litteratur über die „Winterschlafdrüse" und den Winterschlaf.

1. Velsch: Anatome muris alpini. Ephemerid. acad. nat. cur. Dec. I. ann. I. obs. 160. 1670.
2. Harder: Anatome muris alpini. Ephemerid. acad. nat cur. Dec. II. ann. IV. obs. 122. 1686.
3. Hildebrand, D.: Nova act. Physico medica. Tom. III. 1767.
4. Berger: Dissertatio de animalibus hyeme sopitis. Ebenda.
5. Fabricius Hildanus: Observat. Chirurg. Cent. VI. obs. 97.
6. Sulzer: Versuch einer Naturgeschichte des Hamsters. Göttingen 1774.
7. Scheuchzer: Philosoph. Transactions. Vol. 34.
8. Pallas: Novae species quadrupedum e glirium ordine. Edit. II. Erlangen 1784.
9. Wetter: Erinacei europaei anatome.
10. Meckel: Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. Halle 1806.
11. Rudolphi: Physiologi I.
12. Allan und Pepys: Philosoph. Trans. 1809.
13. Prunelle: Recherches sur les phénomènes et sur les causes du sommeil hivernale de quelques Mammifères. Annales du Muséum d'hist. nat. T. XVIII.
14. Mangili, G.: Mémoire sur la léthargie des marmottes. Ann. du Muséum d'hist. nat. Vol. XIX.
15. Idem: Recherches sur les phénomènes et sur les causes du sommeil hivernal de quelques Mammifères. Ann. du Muséum d'hist. nat. T. XVIII.
16. Tiedemann, Fr.: Bemerkungen über die Thymusdrüse des Murmeltieres während des Winterschlafes. Meckels deutsch. Arch. f. d. Physiol. Bd. I. 1815.
17. Meckel, J. F.; Nachschrift des Herausgebers. Ebenda.
18. Jacobson, L.: Ueber die Thymus der Winterschläfer. Meckels deutsch. Arch. f. d. Physiol. Bd. III. 1817.

19. Burdach, K. F.: Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bd. III. 1830.
20. Haugstedt, F. C.: Thymi in homine ac per seriem animalium descriptionis anatomico-physiologicae particula prior. Hauniae 1831.
21. Marschall-Hall: Philos. Transact. 1832.
22. Simon, J.: A physiological essai on the thymus gland. London 1845.
23. Buffon: Oeuvres, avec des suppléments augmentées de la classification de G. Cuvier. Paris MDCCCXXXV. Bd. V.
24. Cuvier: Tableau élémentaire d'hist. nat.
25. Barkow, H.: Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Cap. 16. Berlin 1846.
26. Ecker: Art. Blutgefässdrüsen. Wagners Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV.
27. Stannius: Beobachtungen über Verjüngungsvorgänge im tierischen Organismus. Rostock und Schwerin 1853.
28. Valentin, S.: Beiträge zur Kenntniss des Winterschlafes der Murmeltiere. Zweite Abt. Moleschottes Untersuch. zur Naturlehre d. Mensch. u. d. Tiere. Bd. II. 1857.
29. Leydig, Fr.: Lehrbuch der Histologie. Frankturt a. M. 1857.
30. Friedleben, A.: Die Physiologie der Thymusdrüse. Frankfurt a. M. 1858.
31. Hirzel, H. und Frey, H.: Einiges über den Bau der sog. Winterschlafdrüsen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XII. 1863.
32. Fleischl, E.: Ueber den Bau einiger sog. Drüsen ohne Ausführungsgänge. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., Mathem. naturwissenschaftliche Classe. LX Bd., II. Abt. 1869.
33. Affanasiew, B.: Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Thymus und Winterschlafdrüse der Säugetiere. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XIV. 1877.
34. Ehrmann, S.: Ueber Fettgewebsbildung aus dem als Winterschlafdrüse bezeichneten Fettorgane. Sitz.-Ber. der Wiener Akad. d. Wissensch. Math., naturw. Abt. Bd. LXXXVII. Abt. III. Jahrgang 1883.
35. Wiedersheim, R.: Lehrburch der vergl. Anatomie d. Wirbeltiere.
36. Poljakoff, P.: Ueber eine neue Art von fettbildenden Organen im lockeren Bindegewebe. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXXII. 1888.
37. Vogt, C. und Yung, E.: Lehrbuch der pract. vergl. Anatomie. Bd. II. Braunschweig 1889—94.
38. Carlier, E. W.: Contributions to the histology of the hedgehog. Part V. The socalled hibernating gland. Journ. of. Anat. and Phys. Vol. XXVII. 1893.
Rein physiologische Arbeiten.
39. G. v. Bunge: Lehrbuch der Physiologie des Menschen I. Bd. Leipzig 1901.
40. Jean-Antoine Saissy: Recherches expérimentales sur la physiologie des animaux hibernants etc. Lyon 1808.

41. Horvath, Al: Beiträge zur Lehre über den Winterschlaf. Würzburger Verhandl. d. physikal.-mediz. Gesellschaft. N. F. Bd. 12. 1878; Bd. 13. 1879; Bd. 14. 1880; Bd. 15. 1881.
42. Forel, A.: Revue de l'Hipnotisme. p. 318. 1887.
43. Gavarret, J.: Physique medicale de la chaleur produite par les êtres vivants. Paris 1855.
44. Regnault: und Reiset: Annales d. Chim. et de phys. (3) Bd. XXVI. 1863.

II. Litteratur über das Fettgewebe.

45. Kölliker, A.: Mikroskopische Anatomie. Bd. II. 1. Leipzig 1850.
46. Idem.: Ueber das Vorkommen einer physiologischen Fettleber. Verhandl. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg. Bd. II. 1856.
47. Virchow, R.: Die Cellularpathologie. Berlin 1858.
48. Idem: Die krankhaften Geschwülste. Bd. I. 1863.
49. Robin, C.: Mémoire sur quelques points du développement et de l'anatomie du système adipeux. Gaz. med. 1864. No. 41 und 42.
50. Czajewicz, F.: Mikroskopische Untersuchungen über die Textur. Entwicklung, Rückbildung und Lebensfähigkeit des Fettgewebes. Arch. f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medicin 1866.
51. Flemming, W.: Ueber die Histiogenese der fixen Zelle und der Fettzelle im Bindegewebe. Med. Centralbl. Ob. 1870. No. 31.
52. Visconti, A.: Le cellule semovente nei tessuti normali e patologici
53. Toldt, C.: Beiträge zur Histologie und Physiologie des Fettgewebes Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wissensch. Bd. LXII. Abt. II. 1870.
54. Flemming, W.: Ueber die Bildung und Rückbildung der Fettzelle im Bindewebe. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. VII. 1871.
55. Idem: Ueber Veränderungen der Fettzelle bei Atrophie und Entzündung. Virchows Arch. Bd. LII. 1871.
56. Idem: Weitere Mitteilungen zur Physiologie des Fettgewebes. Arch f. mikrosk. Anat. Bd. VII. 1871.
57. Rollet, A.: Von den Bindesubstanzen. Strikers Handbuch. Bd. I Leipzig 1871.
58. Klein, E.: The anatomy of the lymphatic system. I. London 1873.
59. Ranvier, L.: Traité technique d'histologie. Paris 1875.
60. Waldeyer, W.: Ueber Bindegewebszellen. Arch. f. mikr. Anat Bd. XI. 1875.
61. Flemming, W.: Beobachtungen über Fettgewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
62. Löwe, L.: Zur Kenntniss des Fettgewebes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1879.
63. Reinecke, H.: Untersuchungen über das Verhalten der Fettzellen im Bindegewebe des Menschen bei acuten und chronischen Krankheiten. Inaug. Diss. Kiel 1878.
64. Hoggan: Ueber Fettzellen. Tagblatt d. Naturforscherversammlung in Kassel. 1878.
65. Hoggan, G. u. Fr. E.: On the development and retrogression of the fat-cell. Journ. of the Roy. mikr. Soc. Vol. II. 1879.

66. Flemming, W.: Ueber die Entwicklung der Fettzellen und des Fettgewebes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1879.
67. Unna: Das subcutane Fettgewebe. Monatsschr. f. pract. Dermatologie. Bd. I. 1882.
68. Solger, B.: Die Einwirkung des Wasserstoffsuperoxyd auf tierische Gewebe. Centralbl. f. mediz. Wissensch. 1883.
69. Schöbl, J.: Ueber Wundernetzbildung im Fettgewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1884.
70. Frommann, C.: Structur der Fettzellen und ihrer Membran. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XVII. 1884.
71. Jakowski: Ein Beitrag zur Lehre von der Entwicklung des Fettgewebes. Festschr. z. Feier d. 25jähr. Jubiläums v. Prof. Hoyer. Warschau 1884.
72. Bobritzsky, C.: Zur Kenntniss des Baues, der Entwicklung und regressiven Metamorphose der Fettzellen. Med. Centr. Bl. 1885.
73. Kölliker, A. von: Zur Entwicklung des Fettgewebes. Anat. Anz. 1886.
74. Toldt, C.: Lehrbuch der Gewebelehre.
75. Rabl-Rückhardt: Fettzellen eigentümlicher Form. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII 1888.
76. Bizzozero: Atrophie der Fettzelle des Knochenmarks. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.
77. Altmann, R.: Ueber die Fettumsetzung im Organismus. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1889.
78. Ranvier, L.: Les éléments et les tissus du système conjonctif. Journ. de micrographie 1889—91
79. Metzner, R.: Ueber die Beziehungen der Granula zum Fettansatz Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1890.
80. Langerhans, R.: Ueber multiple Fettgewebsnecrose. Virchows Arch. Bd. 122. 1890.
81. Pillier, A.: Pigment sanguinaire des cellules adipeuses chez le nouveau-né. Bul. de la soc. anat. de Paris T. IV. 1890 No. 12—13.
82. Schäfer, E. A.: General Anatomy, in Quains Anatomy 104 ed. London 1891.
83. Schifferdecker. C. und Kossel, A.: Gewebelehre. Abt. 1. 1891.
84. Solger, B., Zur Kenntniss osmierten Fettes. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893.
85. Minot, Ch. S.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe 1894.
86. Sappey, Ph. C.: Traité d'anatomie générale. Paris 1894.
87. Altmann, R.: Die Elementarorganismen. 2. Auflage. Leipzig 1894.
88. Hammar, J. A.: Zur Kenntniss des Fettgewebes. Arch. f. mikr. Anat Bd. 45.
89. Lang, Arnold: Der Saisonschlaf der Tiere. Rectoratsrede Zürich 1899.
90. Auerbach, M.: Die Unterkieferdrüsen von Myoxus muscardinus Revue suisse de zoolog. Bd. 8. 1900.

91. Arnold, Jul.: Ueber „Fettkörnchenzellen", ein weiterer Beitrag zur Granulalehre. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. und f. klin. Medizin. Bd. 163. Hft. 1.
92. Metzner, R, Untersuchungen an Megastoma entericum Grassi aus dem Kaninchendarm. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. LXX. Bd.

Erklärung der Figuren auf Tafel XVI und XVII.

Fig. 1. Anlage des braunen Fettes bei der Haselmaus am Halse und in der Achselhöhle. Die Halsanlage ist nach aussen geschlagen. Mas= Musc. masseter; D. sbm.=Duct. submaxillaris; b. F. = braunes Fett; K. = Kehlkopf; Th. = Thyreoidea; T. = Trachea; C. = Carotis; L. dr. = Lymphdrüse; H. = Herz; L. = Lunge. Vergrössert.

Fig. 2. Anlage des braunen Fettes auf dem Rücken des Igels; oberflächliche Anlage. Sc. = Scapula; b. F. = braunes Fett; M. = Hautmuskel. Nat. Grösse.

Fig. 3. Gefrierschnitt durch die Nierengegend einer ausgewachsenen Ratte. W. S. = Wirbelsäule; b. F. = braunes Fett; N.=Nieren; Mi. = Milz; M. = Magen. Das braunes Fett ist schwarz gehalten. Nat. Grösse.

Fig. 4. Gefrierschnitt durch die Schultergegend einer ausgewachsenen Ratte. Sc. = Scapula; b. F. = braunes Fett; das branne Fett ist schwarz gehalten. Natürl. Grösse.

Fig. 5. Querschnitt durch den Hals eines Kaninchenfoetus in der Höhe der Kehlkopfanlage. R. M. = Rückenmark; W. S. = Wirbelsäule. K. = Kehlkopf; b. F. = braunes Fett. Blutgefässe orange, Muskel dunkelrot; braunes Fett schwarz. Leitz: Zeichenocular. Obj. 1*

Fig. 6. Querschnitt durch die Mitte des Halses des gleichen Kaninchenfoetus wie Fig. 5. R. M. = Rückenmark; D. M. = Rückenmuskulatur; W. S. = Wirbelsäule; b. F. = braunes Fett; T. = Trachea; O. = Oesophagus; Gefässe orange; Muskulatur dunkelrot; braunes Fett schwarz. Leitz: Zeichenocular, Obj. 1*.

Fig. 7. Querschnitt durch die Schultergelenkgegend des gleichen Kaninchenfoetus wie Fig. 5 u. 6. b. F. = braunes Fett; R. M. = Rückenmark; W. S. = Wirbelsäule; Hu. = Humeruskopf; Cl. = Clavicula; Gefässe orange; Muskulatur dunkelrot; braunes Fett schwarz Leitz: Zeichenocular, Obj. 1*.

Fig. 8. Skizze der Anlage des braunen Fettes bei einem fast ausgetragenen Maulwurfsfoetus. b F. = braunes Fett. Nat. Grösse.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen fast ausgetragenen Meerschweinchenfoetus. Das braune Fett ist ganz schwarz gehalten. M. = Muskulatur; R. M. = Rückenmark; H. = Gehirn; Z. = Zunge; Th. = Thyreoidea; St. = Sternum; N. = Niere. Nat. Grösse.

Fig. 10. Horizontalschnitt durch einen fast ausgetragenen Meerschweinchenfoetus. B. F. = braunes Fett. Zu sehen sind die Anlagen auf dem Rücken, an den Nieren und in der Inguinalgegend. Nat. Grösse.

Fig. 11. Habitusbild des braunen Fettes aus der Rückenanlage der Haselmaus. Färbung: Haemalaun-Eosin. Man sieht den Uebergang der braunen Fettzellen in weisse Fettzellen. Leitz: Obj. 5; Ocul. 3.

Fig. 12. Einzelne Zelle aus dem braunen Fette des Murmeltieres. Behandlung nach Metzner. Kern und Kerngerüst rot; Granula rot; Fett schwarz. Leitz: Zeichenocular, Homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 13. Einzelne Zelle aus dem braunen Fett von Vespertilio mystacinus. Fixierung in Altmann'scher Lösung. Keine Färbung Länge der Zelle: 0.2430 mm, Breite 0,0144 mm. Leitz: Zeichenocular, Homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 14. Habitusbild des braunen Fettes der Ratte. Behandlung nach Metzner. Capillaren zwischen den Zellen nur auf der Zeichnung orange angelegt. Leitz: Object. 7. Ocul. V.

Fig. 15. Einzelne Zelle aus dem braunen Fett der Ratte. Behandlung nach Metzner. Leitz: Zeichenocular, Homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 16. Kerne aus Zellen des braunen Fettes beim Murmeltier. Deutliches Kerngerüst und Kernkörperchen. Leitz: Ocul. V., Homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 17. 18, 19, 20. Zellen des braunen Fettes beim Murmeltier. Fixierung nach Metzner. Präparat ungefärbt. Schnitte in Paraffinum liquidum. Die Zellen zeigen die verschieden starke Fettfüllung. Leitz.: Zeichenocular, Homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 21. Querschnitt durch die Schultergelenkgegend der neugeborenen Ratte. Sudan III. Haemalaunfärbung. Braunes Fett rot. Leitz.: Ocul. 0, Object 1*.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Breslau.

Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere.

Von

Dr. **Karl Peter,**

Privatdozent und Prosektor.

Hierzu Tafel XVIII und 9 Figuren im Text.

Die Untersuchungen, welche ich über die Entwicklung der Muscheln bei Säugetieren und Menschen anstellte, waren bereits abgeschlossen und ihre im folgenden mitgeteilten Resultate in kürzerer Fassung dem Kapitel „Entwicklung des Geruchsorgans" in Hertwigs Handbuch der vergleichenden Entwicklungslehre der Wirbeltiere einverleibt, als ich durch die Güte des Herrn Prof. Strasser die unter seiner Leitung verfasste Arbeit von Schönemann „Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums" erhielt. Dieser Aufsatz bestätigte eines meiner Hauptresultate, die Trennung des Nasoturbinale von der Ethmoturbinalia, vollkommen und würde die folgenden Zeilen überflüssig gemacht haben, wenn ich nicht auf Grund des Studiums jüngerer Embryonen zu einer anderen Auffassung der Entstehung der Ethmoturbinalia geführt worden wäre, welche eine schärfere Abgrenzung der einzelnen Arten der Muscheln erlaubt und eine Homologisierung derselben mit den gleichbenannten Gebilden der anderen Wirbeltierklassen ermöglicht. Da ich in mehreren nicht unwichtigen Punkten zu anderer Ansicht gekommen bin, als Schönemann, so hebe ich nochmals hervor, dafs ich sein oben berührtes wichtigstes morphologisches Ergebnis für vollkommen richtig halte. Die genannte Arbeit drängte mich zur einem etwas schnellen Abschlufs meiner Untersuchungen, und so kann ich diese leider nicht in einer Vollständigkeit wiedergeben, wie sie ursprünglich in meiner Absicht lag.

Ueber das Wachstum der Nasenmuscheln habe ich den exakten Untersuchungen Schönemanns wenig hinzuzufügen.

Schon Born zeigte, dafs die Bildung der Muscheln der Sauropsiden kein Einstülpungs- sondern ein Umwachsungs-

prozess sei. Legal bewies dasselbe für das Maxilloturbinale des Schweins, und Schönemann konnte für sämtliche Muscheln den Nachweis führen, dafs nicht die Wülste sich aktiv vorstülpen, sondern dafs die zwischen diesen gelegenen Furchen, welche hohes Epithel tragen, durch Auswachsen die Turbinalia abschnüren. Diese wichtige Thatsache, dafs die Muscheln „stehen gebliebene Reste der Nasenwandung" seien, ist unzweifelhaft richtig und hatte sich auch mir während meiner Untersuchungen aufgedrängt. Ein Vergleich meiner Kaninchenmodelle führte zu demselben Resultat: die Spitze des Ethmoturbinale I liegt stets an derselben Stelle — das hintere Ende des Jakobsonschen Organs nur wenig überschreitend —, während die diesen Wulst abschnürenden Furchen weit nach hinten vorwachsen und den ganzen über der lamina terminalis liegenden Blindsack bilden.

Schönemann kam nun weiter zu dem interessanten Ergebnis, dafs dieses Wachstum nach den Stellen des geringsten Widerstandes zu stattfinde und verlegt die Ursache der Rinnenbildung ins Mesoderm. Nun ist aber zu der Zeit, in welcher sich das Jakobsonsche Organ abschnürt — dies vergleicht der Autor mit den Zwischenspalten — und die Bildung des ersten Ethmoturbinale einsetzt, eine Differenzierung des Bindegewebes noch nicht eingetreten, und so scheint mir Schönemann die Rolle des Mesoderms zu überschätzen; für die Vertiefung des Riechgrübchens konnte ich dessen aktive Beteiligung schon ausschliefsen (1900) und möchte auch den Anstoss zur Spaltenbildung ins Ektoderm selbst verlegen.

Zum Studium benutzte ich hauptsächlich Embryonen von Kaninchen und Mensch. Herrn Geheimrat O. Hertwig erlaube ich mir auch hier ergebensten Dank auszusprechen für die Freundlichkeit, mit der er mir nicht nur die Durchsicht seiner Serien menschlicher Embryonen im anatomisch-biologischen Institut gestattete, sondern sogar einige Serien zur Bearbeitung und Rekonstruktion schickte. Auch Herrn Privatdozent Dr. Geberg in Kasan gebührt mein herzlichster Dank: er hatte hier noch unter Borns Leitung zwei Modelle vom Vorderkopf junger Kaninchenembryonen hergestellt und überliefs mir dieselben, teilweise völlig ausgearbeitet, zur Veröffentlichung: gerade diese Modelle

waren es, welche mich auf die eigenartige Genese der Ethmoturbinalia aufmerksam machten.

Da die Muschelbildung bei Kaninchen und Mensch nicht unerhebliche Unterschiede aufweist, bespreche ich diese beiden Formen getrennt.

I. Kaninchen.

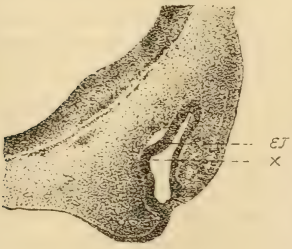
Bei einem Kaninchenembryo von 2,68 mm Kopflänge bildet das Geruchsorgan noch eine oral vertiefte Rinne.

Schon ein Exemplar von 2,8 mm K.-L. zeigt aber an diesem Ende den Beginn eines kurzen Blindsackes.

Gleichweit entwickelt ist ein Embryo von 3,1 mm K.-L., dessen Riechorgan 0,6 mm lang ist, wovon nur 80 μ auf den abgeschlossenen Teil kommen. Im Bereich des letzteren läfst sich eine innere und eine äufsere Wand unterscheiden, welche dorsal in spitzem Winkel in einander übergehen (s. Fig. I). Wie im offenen Teil, der Rinne, ist auch im Blindsack die laterale Wand kürzer als die mediale, und beide steigen nach dem Rücken zu etwas seitlich auf, sodafs die septale ebenfalls schräg nach aussen oben vorläuft, ohne aber eine Knickung aufzuweisen.

Figur I.
Schnitt durch das hintere Ende der Nasenhöhle eines Kaninchenembryos von 3,1 mm Kopflänge. 50×

Nicht länger ist der Riechsack eines Kaninchens von 3,4 mm KL. Doch zeigt derselbe insofern einen Fortschritt als der Blindsack die doppelte Tiefe (160 μ) erlangt hat — wie ich anderweitig ausführte, (Anat. Anz. Bd. XX), ein Beweis dafür, dass sein Wachstum allein auf Schlufs der Ränder der Riechrinne und nicht auf selbständiges Ausstülpen zurückzuführen ist. Fig. II zeigt auch, dafs der dorsoventrale Durchmesser des Organs beträchtlich zugenommen hat.



Figur II.
Schnitt durch den hinteren Blindsack des Geruchsorgans eines Kaninchenembryos von 3,5 mm Kopflänge. 50×
ET Anlage des Ethmoturbinale I.
× Knickung der medialen Wand.

Die beiden Wände treffen sich in einem spitzen, dorsal

und etwas seitlich gerichteten Winkel. An der epithelialen Bekleidung des Septum läfst sich nun in der Mitte ihrer Höhe eine seichte medial gerichtete Ausbuchtung erkennen; sie zerfällt so in einen ventralen Teil, welcher steil, fast sagittal aufsteigt und einen dorsalen Bezirk, der sich nach seitwärts neigt. Beide Abschnitte gehen noch fast unmerklich ineinander über. Die Einknickung ist noch über den Bereich des Blindsacks hinaus, 160 μ weiter spitzenwärts zu verfolgen, ohne das hintere Ende des Jakobsonschen Organs zu erreichen.

KL 3,5 mm. Die Länge des Riechsackes hat kaum zugenommen (0,630 mm), bedeutend aber die des abgeschnürten Teils (200 μ), sodass die äufsere Oeffnung bereits fast auf ein Drittel ihrer ursprünglichen Länge reduziert worden ist.

Die Abknickung an der medialen Wand ist schärfer geworden (Fig. II), sodass der Querschnitt des Blindsackes dreieckig wird, und derselbe ein noch sehr schräg nach aussen aufsteigendes Dach erhält, welches sich zugleich konvex ins Lumen einbuchtet. Diese septale Rinne erstreckt sich auch hier über den abgeschlossenen Teil des Riechorgans hinaus und verstreicht erst 120 μ apikal von dessen vorderem Ende; sie wächst also von hinten nach vorn und ist dort weniger scharf ausgeprägt.

Figur III.
Schnitt durch das hintere Ende der Nasenhöhle eines Kaninchenembryos von 3,9 mm Kopflänge 50 ×
ET, Anlage der Ethmoturbinale I.

K-L. 3,9 mm. Im hinteren Teil des Blindsacks weitet sich jetzt das Lumen stark aus, der Knickungswinkel in der septalen Wand spitzt sich zu und nähert sich einem Rechten; nun kann man in Wahrheit von einem quergestellten Dache der Nasenhöhle sprechen, welches seine Herkunft von dem medialen Epithel herleitet (Fig. III). Nach vorn zu wird dieser Winkel wieder stumpfer und reicht über das hintere Ende des Jakobsonschen Organs heraus. Dass die Abknickung nach vorn vorschreitet, beweisen auch hier die Zahlen: Länge des Riechorgans 0,720 mm,

wovon 0,300 mm auf den Blindsack fallen; das Dach ist noch 140 μ apikal von dessen Oeffnung zu verfolgen.

Uebrigens hat diese mediale Rinne mit dem Jakobsonschen Organ, welches ja ebenfalls als Furche am Septum entsteht, nichts zu schaffen; das Nebenorgan liegt ventral von der Abknickung, wie an den Schnitten, welche beide treffen, deutlich sichtbar, und so ist die Unabhängigkeit beider Bildungen zu betonen.

K-L. 5,3. Die nächste Veränderung besteht darin, dass das Dach sich genau quer stellt, dass also die beiden Winkel, in denen es sich abknickt, einander gleich werden, und dass es stärker ins Lumen einsinkt. Dass dieses Bild nicht durch ein Ventral-Vorstülpen des Daches, sondern durch ein Aufwärtswachsen der Furchen entsteht, hat Schönemann mit Recht hervorgehoben.

K-L. 4,5 mm (Nasenscheitellänge) Taf. XVIII, Fig. 1, a und b. Eine körperliche Vorstellung von diesen eigentümlichen Verhältnissen gewinnt man aus der Betrachtung eines Modells des Nasensackes eines Kaninchenembryos von 8,5 mm Scheitel-Steisslänge, 4,5 mm Nasenscheitellänge, welches in Fig. 1 b von lateral und etwas von hinten, in Fig. 1 a von medial und etwas von hinten dargestellt ist.

Das Riechorgan ist vorn schmal und niedrig, gewinnt aber hinten an Höhe und verbreitert sich dort beträchtlich. Dicht hinter dem oralen Ende der noch nicht gerissenen Membrana bucco-nasalis ist es quer abgestutzt, sodass es die künftige primitive Choane kaum überragt.

Die so gebildete hintere Fläche stellt das mehrfach erwähnte Dach dar; sie ist dreieckig geformt, wendet einen Winkel der Mundhöhle zu, die beiden anderen dorsal und medial bezw. lateral, und setzt sich scharf abgeknickt von der äusseren und inneren Wand ab; die mediale Kante ist etwas aufgewulstet und springt mehr vor, während die laterale schärfer und schmäler ist. Nach oben zu ist die hintere Fläche etwas eingebuchtet und läuft in eine sich nach vorn zu schnell verjüngende Rinne am oberen Rande der Nasenhöhle aus. Die Mitte des Daches ist etwas nach vorn zu eingesunken, und wenn man ein Stück der Mittelwand entfernt, so bemerkt man, dass dieser Einsenkung ein kurzer, breiter, kegelförmiger Vorsprung, der nach der äusseren Nasenöffnung zu sieht, entspricht. Diese hintere Fläche stellt sich

nicht rein quer zur Längsaxe des Nasensackes, sondern neigt sich mit ihrer seitlichen Partie etwas nach vorn; die mediale, aufgewulstete Kante reicht am weitesten nach hinten und scheint der Grenze zwischen medialer und lateraler Wand zu entsprechen; jedoch liegt dieselbe, wie oben ausgeführt, auf der seitlichen Kante und ist in der Abbildung durch eine rote Linie angedeutet.

Auch die beiden Seitenwände des Organs zeigen Differenzierungen. Auf der lateralen ist in der hinteren Partie in zweidrittel ihrer Höhe eine stumpfe nach aussen vorspringende Kante kenntlich, welche noch unscharf ein grösseres ventrales und ein schmäleres dorsales Feld abtrennt. So scheidet sich das Gebiet zweier noch nicht tief ins Lumen vorgebuchteter Einragungen, in denen das ältere Modell das Maxilloturbinale (ventral) und das Nasoturbinale (dorsal) kennen lehrt. Diese Muscheln entstehen demnach, wie schon hier betont wird, von der ursprünglichen lateralen Wand, und nehmen dieselbe in ihren oralen Partien völlig ein, sodass hinter ihnen vorerst noch kein Raum für weitere Muschelbildungen übrig bleibt.

Im übrigen ist an dem Modell die verhältnismässig bedeutende Dicke des Jakobsonschen Organs zu beachten, welches noch ziemlich hoch an der Innenwand des Geruchssackes erscheint, und sich völlig unabhängig von dem Dach, der hinteren Fläche, zeigt.

Prinzipielle Aenderungen zeigt ein Kaninchenembryo von 6 mm KL. nicht; die seitlichen Felder an der lateralen Wand sind etwas schärfer von einander geschieden und die Einragung des Daches ist etwas umfänglicher geworden.

So schliesst sich gut verständlich das zweite Modell des Nasensackes eines Embryos von 6,5 mm KL. an (Fig. 2, a, b), dessen Innenansicht schon mit dem gleichen Bild der Nase des erwachsenen Kaninchens zu vergleichen ist und gewissermassen ein Schema derselben darstellt.

Nach Wegnahme der septalen Wand sieht man drei Wülste ins Lumen der Nasenhöhle vorragen (siehe Fig. 2a), welche durch tiefe Furchen getrennt erscheinen. Zwei derselben nehmen den vorderen Abschnitt ein und entsprechen in ihrer Lage dem Maxilloturbinale (ventral) und Nasoturbinale (dorsal), wie sie sich beim erwachsenen Kaninchen

finden, die dritte schiebt sich kegelförmig zwischen die hinteren Enden der erstgenannten Muscheln ein und stellt das erste Ethmoturbinale vor (Ethmoturbinale II autorum, wenn das Nasoturbinale als erstes gerechnet wird, s. u.) Ein Blick auf die Aussenseite des Modells lehrt (Fig. 2b), dass sich diese vorderen Muscheln aus den beiden abgeknickten Feldern der lateralen Wand, wie sie Modell I zeigt, entwickelt haben, während das Ethmoturbinale I eine Weiterbildung des dort noch kurzen vom Dach entspringenden kegelförmigen Wulstes ist, und somit als Abkömmling der hinteren, ursprünglich medialen Wand der Nasenhöhle angesehen werden muss. Die hintere Grenze zwischen den beiden ursprünglichen Seitenwänden liegt, von innen gesehen, jenseits vom Ethmoturbinale I, auf dem First der Hervorragung, welche dessen Basis von der lateralen Wand scheidet, also im Verlaufe der in der Aussenansicht kenntlichen roten Linie.

Somit ist ein beträchtlicher Teil der septalen Wand abgetrennt und zur Muschelbildung verwandt worden, und das Modell II zeigt, dass solche Einragungen sowohl von der lateralen Seite (Maxillo-, Nasoturbinale), als von der medialen (Ethmoturbinale) sich entwickeln können. Schon hier soll auch hervorgehoben werden, dass das Nasoturbinale von den Ethmoturbinalia genetisch absolut verschieden ist, dass es mit diesen nicht unter einem gemeinsamen Namen zusammengefasst werden darf und mit dem Maxilloturbinale zusammengehört.

Betrachten wir jetzt die einzelnen Muscheln etwas genauer.

Das Maxilloturbinale, auf seiner Oberfläche noch völlig glatt, ist im Bereich des vordersten Teils der Nasenhöhle besonders stark eingebuchtet und nimmt hier die ganze Höhe der seitlichen Wand in Anspruch. Sehr bald verlässt es aber den Rücken, die Umbiegung der septalen zur lateralen Seite, die fissura ethmoidalis medialis Schönemanns, und macht daselbst dem Nasoturbinale Platz, von welchem es durch eine bis zur Mitte der Nasenhöhle schräg absteigende und weit seitlich vorspringende Furche getrennt ist. Dieselbe setzt sich nach hinten zu unmittelbar in eine gleichgerichtete Rinne fort, welche dorsal vom Ethmoturbinale I begrenzt wird. So wird das Gebiet dieser Muschel, von innen gesehen, durch eine vom vorderen

oberen bis hinteren unteren Winkel des Nasensackes streichende Furche abgetrennt (obere Legalsche Spalte, Schönemann).

In der Aussenansicht ist allerdings nur die vordere Hälfte dieser Spalte, soweit sie das Nasoturbinale über sich hat, als vorstehende Leiste sichtbar; weiterhin verstreicht sie, und man kann nur die Furche des Maxilloturbinale unscharf nach dem unteren hinteren Winkel verlaufen sehen. Dieser hintere Teil der Rinne wird demnach in der Innenansicht nur durch das sich vordrängende Ethmoturbinale vorgetäuscht; die Auffassung der Furche als ein einheitliches Gebilde ist daher nicht annehmbar, und der Name: obere Legalsche Spalte auf den vorderen Teil zu beschränken.

Noch weniger scharf ausgebildet zeigt sich die untere, ventrale Abgrenzung dieser Muschel (untere Legalsche Spalte, Schönemann), welche nur vorn im Bereich des primären Gaumens als seitwärts sich aufbiegende Leiste erscheint.

Für das Nasoturbinale bleibt demnach der dorsale Teil der Nasenhöhle übrig. Es beginnt niedrig etwas entfernt von der apertura externa und gewinnt mit dem Schräg-abwärtslaufen der oberen Legalschen Spalte, welche es vom Maxilloturbinale trennt, an Höhe bis zur Mitte der Seitenwand; von da ab wird es wieder durch das Ethmoturbinale dem Rücken, der fissura ethmoidalis medialis zugedrängt — diese Furche, welche die beiden Wülste scheidet, belegte Schönemann mit dem Namen fissura ethmoidalis lateralis. Das Nasoturbinale hat demnach die Gestalt eines vom dorsalen Rücken des Nasensacks herabhängenden und mit sehr stumpfer Spitze zwischen Maxillo- und Ethmoturbinale I sich einkeilenden Dreiecks. Von aussen gesehen verliert die ventrale Abgrenzung dieser Muschel nach hinten zu ebenfalls an Schärfe, eine fissura ethmoidalis lateralis ist also gleichfalls nur auf Vordrängen des Ethmoturbinale I zurückzuführen.

Diese dritte Muschel nimmt den Hauptraum der Nasenhöhle ein, ein glatter Kegel, welcher nach vorn frei vorragt, und die hinteren Partien der seitlichen Muscheln auseinanderdrängt. Nur seine Basis haftet an der Hinterwand des Nasensackes, der ganze Kegel liegt frei im Lumen, und eine Sonde kann in der Richtung des roten Pfeiles seitlich von ihm passieren. Da er die

übrigen Turbinalia in medialer Richtung nicht überragt, so wird in seinem Bereiche die laterale Wand nach aussen vorgedrängt. Dieser Abschnitt setzt sich noch unscharf gegen die hinteren Enden der seitlichen Muscheln ab; die sanft vorspringende Grenze würde dorsal der fiss. ethm. lat., ventral dem hinteren Abschnitt der oberen Legalschen Spalte Schönemanns entsprechen, ist aber, wie später noch deutlicher hervorgehen wird, als einheitlich bogenförmige Furche, resp. Leiste, aufzufassen.

Die seichte Vertiefung, welche auf der Hinterwand des Nasensackes in der Aussenansicht des ersten Modells sich zeigt, hat sich also zu einer tiefen Grube ausgebildet (Fig. 2b, der Pfeil ET I), welche fast bis zur Mitte der Nasenhöhle vordringt und die laterale und mediale Kante weit nach hinten vorspringen lässt. Erstere ist wieder durch einen nach vorn einspringenden Winkel geknickt, und so werden zwei nach hinten schauende Blindsäcke formiert, welche aussen vom Epithel der lateralen Wand, innen von dem der ursprünglichen medialen bekleidet sind. Der ventrale ist kurz und scharfrandig — in ihm ist die Anlage des sinus maxillaris zu erblicken —, der dorsale hat eine mehr kegelförmige Gestalt, ragt weiter oral vor; flache Einsenkungen und Hervorragungen auf seiner Aussenfläche deuten auf weitere Differenzierungen hin.

Die mediale Kante, schon in Modell 1 stumpf und durch hohen Epithelbelag starkes Wachstum bekundend, ist zu einem flachen Dach geworden, welches wieder eine seichte Vertiefung trägt, die eine niedrige Leiste ins Lumen vorspringen lässt. Hier wiederholt sich vollständig das Bild, wie es das Nasendach des ersten Modells darbot. Die Leiste entspricht in Form und Bildungsweise völlig dem flachen Ethmoturbinale I dieses Stadiums und stellt in der That die Anlage des Ethmoturbinale II vor.

K.-L. 13 mm.

Beträchtlich komplizierter gebaut ist die Nasenhöhle eines Kaninchenembryos von 1,3 cm K.-L., welche ebenfalls in ihrer epithelialen Auskleidung rekonstruiert wurde. (Fig. 3 a, b, c.) Doch lässt sich dieses Modell gut direkt an das vorige anschliessen, ohne Besprechung von Zwischenstadien, da es im wesentlichen nur eine Weiterbildung desselben darstellt; wichtige Neuerungen sind nur wenige entstanden, und auch diese sind ohne

Schwierigkeit abzuleiten. Anderseits zeigt dieses Stadium schon fast alle Buchten und Wülste der Nasenhöhle des erwachsenen Kaninchens, so dass die Genese aller Muscheln derselben klargestellt werden kann.

Der ganze Riechsack scheint beträchtlich in die Länge gewachsen. Die äussere Nasenöffnung ist noch verklebt, doch beginnen die zentralen Epithelmassen derselben bereits sich aufzulösen. Die reichlichen Drüsenausstülpungen welche am vorderen Ende, am sinus maxillaris u. a. das Oberflächenbild komplizieren, sind aus technischen Rücksichten nicht ins Modell aufgenommen worden. Die primitive Choane ist durch Verwachsung der Gaumenplatten geschlossen worden, nur an ihrem vorderen Ende zieht ein solider Epithelstrang, der sich später zum ductus Stenonianus (D. St.) öffnet, zum Gaumen. Vor dieser Stelle mündet mit enger Oeffnung das langgestreckte Jakobson'sche Organ (J. O.). Das hintere untere Ende der Nasenhöhle setzt sich in den ductus nasopharyngeus (D. NP.) fort, welcher sich bald mit dem anderseitigen vereinigt und hier nicht in ganzer Länge dargestellt worden ist. Ihn trennt die lamina terminalis (L. t) von der darüber gelegenen weit nach hinten ausladenden Bucht der Nasenhöhle, welche uns speziell beschäftigen soll.

Am wenigsten ist der vordere Abschnitt des Riechsackes verändert worden, während der orale bedeutende Ausgestaltungen erfahren hat.

Das Maxilloturbinale nimmt daselbst den ventralen Teil der Seitenwand ein und bildet einen mächtigen Wulst. Eine tiefe, konvex nach aussen und dann nach unten einschneidende Spalte (obere Legal'sche Spalte) scheidet es vom Nasoturbinale, während die untere Legal'sche Spalte — die Anlage des unteren Nasenganges — nur stellenweise deutlich zu erkennen ist. Vorn ist die Muschel niedrig, nimmt aber rasch an Höhe zu, um sich dann wieder dem Boden der Nasenhöhle zuzusenken und allmählig ohne scharfe hintere Grenze auszulaufen. So ist ihre obere Kante winklig geknickt und der am weitesten dorsal reichende Teil ist zugleich am stärksten nach innen vorgewulstet. Zwei nicht tief einschneidende Längsfurchen deuten die erste Faltenbildung des Maxilloturbinale an; auf der Aussenseite sind dieselben nicht zur Darstellung gebracht worden.

Das Nasoturbinale erstreckt sich ziemlich weit nach vorn, hat aber an Höhe kaum zugenommen. Vorn ragt es mit scharfer Kante ins Lumen herein, nach hinten wird es rundlicher, undeutlicher und verstreicht endlich ohne Grenze.

Das Ethmoturbinale I springt mit abgerundeter Spitze nach vorn vor, reicht aber nicht mehr bis an die beiden vorderen Muscheln heran; jetzt zeigt also auch die Innenansicht, dass Maxillo- und Nasoturbinale nach hinten nicht scharf begrenzt sind, und dass die tiefen dort gelagerten Furchen des Modells II nur durch das weite Einragen der ersten Ethmoturbinale vorgetäuscht wurden.

Die Gestalt dieses Wulstes hat sich also etwas verändert, seine Spitze ist abgestumpft, doch ist seine Anheftungsstelle am vorderen Ende der lamina terminalis die gleiche geblieben. Eine schräg von oben hinten nach unten vorn streichende Furche teilt es in zwei Wülste, welche aber dorsal und ventral in Verbindung stehen, da die seichte Rinne nicht durch die ganze Höhe des Ethmoturbinale durchschneidet, sondern sich auf dessen mittleren Teil beschränkt.

Der medial von dieser Muschel gelegene Blindsack, welcher im vorigen Stadium noch sehr kurz und abgeflacht erschien, hat sich weit nach hinten ausgezogen und nimmt in der Längsrichtung fast $^1/_3$ der ganzen Nasenhöhle ein. Schon das zweite Modell zeigte ihn in zwei Abteilungen gespalten, welche durch eine seichte Einragung geschieden wurden. Von diesen beiden Ausstülpungen hat allein die mediale die beschriebene Ausdehnung erlangt, während die laterale im Wachstum zurückgeblieben ist und innen als von hinten oben nach unten vorn ziehende Spalte (Fig. 3a, vor ET. II), aussen als kurzer Sack erscheint. Zwischen den Blindsäcken ist ein nach vorn spitz zulaufender Wulst stehen geblieben, der demnach in gleicher Weise wie das Ethmoturbinale I aus der medialen Wand herausgeschnitten worden ist und es auch in seiner Gestalt wiederholt: es ist dies das Ethmoturbinale II.

Wenn dieses Stadium schon drei hintere Riechwülste besitzt, so sind diese doch nicht auf gleiche Weise entstanden zu denken und zu homologisieren: die beiden ersten bilden ein Ganzes, welches als einheitlicher Kegel aus der ursprünglichen septalen Wand entstand und erst sekundär durch eine seichte

Furche geteilt wurde, und diesen beiden Einragungen entspricht die dritte, weiter hinten gelegene; das primäre Ethmoturbinale I zerfällt so in zwei sekundäre.

Die weitgehendsten Umbildungen haben die beiden nach hinten gerichteten, lateral vom Ethmoturbinale I gelegenen Ausstülpungen der Nasenhöhle erlitten, welche die Grenze zwischen der ursprünglichen lateralen und medialen Wand tragen. Es ist daselbst ein verwickeltes Gangsystem entstanden, welches in der Seitenansicht buckelartige Hervorragungen, denen innen Spalten entsprechen, erkennen lässt, zwischen denen Einbuchtungen stehen geblieben sind, welche innen als Wülste erscheinen.

Der Eingang in diese Hohlräume liegt auf einer halbkreisförmigen Linie, welche etwa dem auf die Seitenlamelle projizierten Kontur des Ethmoturbinale I entspricht; er wird daher erst dann sichtbar, wenn der freie Teil dieser Muschel entfernt ist. Dann erkennt man (s. fig. 3 b), dass die Seitenwand des Nasensackes vom verbreiterten hintern Ende des Nasoturbinale aus sanft nach aussen abfällt. In der Mitte schlägt sie sich bald nach aussen und vorn um, während sie dorsal und ventral noch etwas weiter nach hinten läuft, um sich dann gleichfalls nach aussen und oben, resp. unten einzukrempeln, so dass der Umschlagsrand eben die halbkreisförmige Gestalt erhält. (P. s.) Zu beachten ist, dass das Nasoturbinale vorerst zu diesem Rand in keiner Beziehung steht. Undeutlich hob sich diese Furche schon als niedrige Leiste an der Aussenseite des zweiten Modells ab.

Die hinter demselben gelegene laterale Aussackung ist nicht im ganzen Bereiche von der gleichen Breite; ventral findet sich eine schmale Furche, während dorsal ein umfassenderes Gebiet eingesenkt worden ist, so dass daselbst ein breiterer Recessus entstanden ist. Am deutlichsten erkennt man die Form dieser Spalte in der Aussenansicht (Fig. 3 c.)

Ventral zeigt die Figur einen scharfrandigen, seitlich zusammengedrückten Fortsatz, welcher nach hinten gerichtet ist und dann hakenförmig nach unten umbiegt. In diesem findet man ohne Schwierigkeit den schmalen Recessus wieder, welcher den unteren hinteren Teil der Seitenwand von Modell II einnahm. Zwischenstadien beweisen das allmähliche Auswachsen dieses noch

kurzen Blindsacks. Jetzt ist er mit niedrigem Epithel ausgekleidet, das viele Drüsen aussprossen lässt. Es ist die Anlage des Sinus maxillaris. Auf seinem First trägt er wieder die ursprüngliche Grenze zwischen septaler und seitlicher Wand.

Die Gegend der Incisur, welche im vorigen Stadium die Anlage der Kieferhöhle von dem dorsalen Kegel schied, ist auch hier deutlich wahrzunehmen, und vor derselben ist ein kurzer, schmaler Recess entstanden, welcher nach vorn schaut. Er hängt eng mit dem Sinus maxillaris zusammen, trägt denselben Zellbelag und stellt somit einen Teil desselben dar.

Schärfer geschieden — die gemeinsame Einsenkungsfurche ist an dieser Stelle seichter — sind die dorsalen Wülste, welche von dem hinteren oberen kegelförmigen Fortsatz des zweiten Modells ihren Ursprung genommen haben. Man kann hier drei Ausbuchtungen unterscheiden, welche durch tiefe Furchen geschieden sind; alle drei stehen auf gemeinsamer, erhöhter Basis (richtiger sind Ausstülpungen der gemeinsamen, breiteren Bucht hinter dem Ethmoturbinale I, des recessus lateralis posterior superior). Einer dieser Recessus sieht nach vorn, der mittlere seitlich, der hintere nach hinten. Der vorderste ist am schmalsten, der mittlere am breitesten. Die Furchen bilden zwei aus der dorsalen Bucht ins Nasenlumen hineinragende Wülste, welche den Ethmoturbinalia gleichgerichtet sind und von dem ersten derselben gedeckt werden. Es sind das die conchae obtectae (laterale Riechwulstreihe Zuckerkandl, Ektoturbinalia, Paulli). Eine Andeutung dieses Reliefs war schon auf der Aussenseite des kegelförmigen Fortsatzes des zweiten Modells nachzuweisen; demnach sind diese Muscheln als Abkömmlinge der lateralen Nasenwand zu betrachten; die Grenze, welche die primären Seiten des Riechsackes schied, läuft über den First des hintersten Blindsackes.

Gut zu verstehen ist nach diesen Ausführungen die Nase des neugeborenen Kaninchens.

Das Maxilloturbinale zeigt mehrere Längsfalten, das Nasoturbinale ist unverändert.

Auf dem Ethmoturbinale I ist die Zwischenfurche länger geworden und schneidet tiefer ein, ohne indes die Tiefe der Spalten, welche die primären Riechwülste von einander scheiden, zu erreichen. Auch erstreckt sie sich nicht über die

ganze Höhe des ersten Ethmoturbinale. Das zweite ist weiter abgehoben und ragt mit seiner Spitze nach vorn, ist so dem ersten ähnlicher geworden. Hinter ihm ist durch eine Spalte ein drittes Ethmoturbinale abgeschnürt. Die Tiefe der Rinne, die Gestalt des Wulstes lassen erkennen, dass diese Muschel in gleicher Weise wie ihre Vorgänger aus der Wand herausgeschnürt worden und nicht durch Spaltung des zweiten entstanden ist. Eine Querschnittserie durch einen 15 mm langen Mäuseembryo bewies mir die Gleichheit der Entstehung. Die Conchae obtectae sind etwas schärfer vorgebuchtet, der erhabene vordere Rand der halbmondförmigen Spalte springt ebenfalls deutlicher vor.

Auch das Bild der lateralen Wand der Nase eines erwachsenen Kaninchens weicht nicht erheblich von dem Modell ab.

Beträchtlich ausgedehnt sind allerdings die Hohlräume, und besonders hat der sich ins Nasoturbinale erstreckende Sinus maxillaris die halbmondförmige Falte vorgebuchtet; so erscheint ihr oberer Teil, der längs der fissura ethmoidalis medialis vorläuft, als Fortsetzung des Nasoturbinale, während ihr absteigender Abschnitt einen ventralen Ausläufer dieser Muschel darzustellen scheint. In der That hat man den ganzen Bezirk als Nasoturbinale bezeichnet und den absteigenden Schenkel processus uncinatus genannt. Zuckerkandl unterschied diesen als pars tecta von der oberen pars libera. Entwicklungsgeschichtlich ist diese Begrenzung nicht gerechtfertigt; das Nasoturbinale entsteht ebenso wie das Maxilloturbinale früh an der lateralen Wand des Riechsackes. Eine hintere Abgrenzung ist nicht deutlich, doch hat es mit der halbkreisförmigen Falte, welche erst später durch den Sinus maxillaris vorgewölbt wird, nichts zu thun. Den eingebürgerten Namen processus uncinatus will ich derselben nicht nehmen und würde gern die Bezeichnung Nasoturbinale auf den vorderen Teil des am Nasendach entlang ziehenden Wulstes beschränken. Da indes die beiden Teile desselben später nicht zu unterscheiden sind, so wird man sie wohl gemeinsam mit diesem Namen umfassen müssen, sei sich aber des doppelten Ursprunges der Muschel bewusst.

Der ventrale Teil der halbmondförmigen Spalte kann sich übrigens schliessen und so die Einmündung der Oberkieferhöhle dorsal vorlagern; doch ist dies nicht die Regel; oft mündet dieselbe ventral vom Ethmoturbinale I aus.

An dieser Muschel ist auch jetzt noch deutlich zu erkennen, dass die erste Furche sekundär entstanden ist, die sekundären Ethmoturbinalien stehen noch dorsal und ventral durch eine Brücke in Verbindung. Es sind daher dem Kaninchen drei primäre Ethmoturbinalia zuzuschreiben, von welchen das erste in zwei sekundäre zerfällt.

Es ergiebt sich so durch Beobachtung der Entwicklung ein klares Verständnis der Nasenhöhle des Kaninchens, und die gewonnenen Resultate weichen nicht unerheblich von den in der Litteratur festgelegten Ansichten ab. Rekapitulieren wir kurz folgende Daten:

1) Das Maxilloturbinale entsteht durch Abschnürung der lateralen Wand der Nasenhöhle.
2) Das Nasoturbinale entsteht auf gleiche Weise dorsal von demselben. Später wird mit der Ausbildung des Sinus maxillaris der obere Teil der halbmondförmigen Falte zu ihm geschlagen.
3) Hinter diesen Muscheln, in der Gegend des vorderen Endes des Ethmoturbinale I, stülpt sich die laterale Wand im Bereich einer halbkreisförmigen, nach vorn konvexen Falte nach aussen um. Der so gebildete, nach hinten schauende freie Rand wird in seinem ventralen Teil als processus uncinatus bezeichnet und sein oberer Teil dem Nasoturbinale einverleibt.
4) Die eingestülpte Spalte läst ventral den Sinus maxillaris entstehen, dorsal eine breitere Bucht (recessus posterior superior) mit den Conchae obtectae hervorgehen, welche demnach von der hinteren Partie der Seitenwand entspringen.
5) Die Ethmoturbinalia entstehen aus der medialen Wand des Nasensackes, welche sich in ihren oralen Partien seitlich umklappt. Aus diesem Teil werden sie herausgeschnitten, erst das vorderste, zuletzt das hinterste. Das Ethmoturbinale I zerlegt sich sekundär in zwei Wülste.

Es entspricht somit		meinem
das Maxilloturbinale	=	Maxilloturbinale
Ethmoturbinale I	=	Nasoturbinale
= Nasoturbinale		+ ob. Teil der halbmondf. Falte

Processus uncinatus	=	unt. Teil der halbmondf. Falte
Ethmoturbinale II, III	=	Ethmoturbinale I
„ IV	=	„ II
„ V	=	„ III.

Auch andere Säugetiere (Katze, Schwein) zog ich in den Kreis meiner Untersuchungen und fand stets denselben Modus der Bildung der Ethmoturbinalia, die Abspaltung von der ursprünglich septalen, umgeklappten Wand. Zwar lassen sich geringe Unterschiede bei den einzelnen Arten entdecken, doch kam es hier nur darauf an, das Prinzip der Entwicklung klarzulegen und so gehe ich auf diese Abweichungen nicht ein. Für spätere Stadien hat Schönemann bereits einiges diesbezügliche hervorgehoben. So findet beim Hund die sekundäre Spaltung des ersten Ethmoturbinale, wie sie das Kaninchen zeigt, nicht statt: das zweite ist durchaus vom ersten getrennt, diesem völlig gleichgestaltet und daher unabhängig von ihm entstanden; neugeborene Hunde zeigen dies aufs deutlichste. Ich glaube, dass dies auch bei der Katze der Fall ist und dass die Ethmoturbinalia sich dort nicht, wie Schönemann will, von einem gemeinsamen Basiturbinale (= mein Ethmoturbinale I) durch Furchung abspalten.

Nach Seydels Abbildungen zu schliessen, findet der gleiche Prozess der Bildung der Riechmuscheln bei Echidna statt. Beifolgende Kopie eines Schnittes durch die Nasenhöhle eines Embryo vom St. 42 (Semon) zeigt in gleicher Weise die innere Wand oberhalb des Jakobsonschen Organs nach der Seite abgebogen; so entsteht höchstwahrscheinlich das Ethmoturbinale (Riechwulst, Seydel), welches im hinteren oberen Winkel der lateralen Nasenwand liegt und sich nach Seydel durch Furchen in drei Abteilungen zerlegen soll. Inwieweit diese letztere Annahme berechtigt ist und ob nicht vielmehr eine selbständige Entstehung dieser Wülste vermutet werden muss, ist aus den Figuren nicht zu ersehen.

Figur IV.
Schnitt durch die Nasenhöhle eines Echidnaembryos, n. Seydel.
ET. Anlage des Ethmoturbinale
J.O. Jakobson'sches Organ.

II. Mensch.

Ziemlich abweichend ist die Bildung der Muscheln des menschlichen Embryos. Zumal in frühen Stadien ist die Genese des ersten Ethmoturbinale nach den mir vorliegenden Serien schwer zu verstehen; doch kann man, glaube ich, wenn man die interessante Entstehung dieser hinteren Muschel beim Säugetier sich klar gelegt hat, denselben Vorgang auch hier wieder herauserkennen, ohne gewagte Hypothesen zu Hülfe rufen zu müssen.

Ein die Untersuchung erschwerender Uebelstand ist, dass man natürlich nicht über ein derartig lückenloses Material menschlicher wie tierischer Embryonen verfügen kann. Daher kommt es, dass ich nur einen Wahrscheinlichkeitsbeweis für meine Ansicht zu liefern vermag, dass das Ethmoturbinale I sich in gleicher Weise wie beim Kaninchen, d. h. aus der septalen Wand anlegt; doch lässt sich mit Sicherheit die gleiche Sonderstellung dieser Muschel dem Maxillo- und Nasoturbinale gegenüber behaupten.

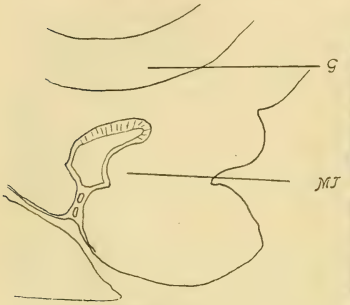
Bei oberflächlicher Betrachtung früher Stadien scheinen allerdings die Uebereinstimmungen zwischen Mensch und Kaninchen sehr ins Auge zu fallen; denn auch bei einem Embryo von 10,5 mm Länge zeigt sich das hintere Ende des Riechsackes erweitert und die septale Wand daselbst in der Mitte ihrer Höhe in ganz ähnlicher Weise durch eine flache Furche abgeknickt; doch setzt sich diese Rinne (s. Fig. V) nach vorn zu direkt in eine schärfer ausgeprägte Einbuchtung fort, welche die noch nicht abgegrenzte Anlage des Jakobson'schen Organs darstellt. Diese Rinne ist noch bei weiter entwickelten Embryonen zu erkennen (s. Fig. VI), wenn sie dort auch seichter geworden ist, und deutlich liegt in ihr das jetzt scharf abgesetzte hintere Ende des Jakobsonschen Organes. Erst wenn dasselbe einen blindgeschlossenen Sack darstellt, ist die verstrichene Furche kaum mehr zu erkennen.

Figur V.

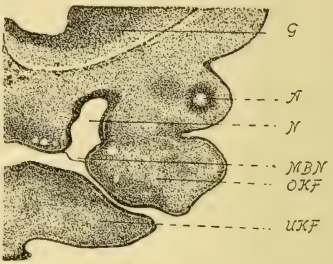
Schnitt durch das hintere Ende der Nasenhöhle eines menschlichen Embryos von 10,5 mm Kopflänge. × Knickung der medialen Wand.

Diese Einknickung der medialen Wand hat demnach mit der Bildung der Ethmoturbinalia nichts zu schaffen, da dieselben weit dorsal von dem Jakobson'schen Organ abgegliedert werden. Eine derartige Furche ist aber in diesem Stadium nicht aufzufinden, innere und äussere Wand gehen scharfgeknickt in einander über (s. Fig. V) und sind noch fast in ganzer Ausdehnung mit hohem Sinnesepithel bekleidet.

Auch ein ältere s Stadium zeigt noch keine Andeutung der hinteren Muschelbildung. Figur VII stellt einen Schnitt durch



Figur VI.



Figur VII.

Schnitte durch die Nasenhöhle eines menschlichen Embryos aus dem zweiten Monat. 22,5 × VII oral von VI.
A = Auge. G = Gehirn. MBN = Membrana bucco-nasalis. MT = Maxilloturbinale. N = Nasenhöhle. OKF = Oberkieferfortsatz. UKF = Unterkieferfortsatz.

das choanale Ende des Riechsackes eines Embryo vom zweiten Monat dar. Deutlich ist die Membrana bucco-nasalis kenntlich und die Rinne an der lateralen Seite, bis zu welcher der Verschluss der Nasenfurche vor Ausweitung der genannten Membran erfolgt war. Ueber derselben buchtet sich bereits das Maxilloturbinale vor; ein dünner Zellbelag, der aus dem ursprünglichen hohen Sinnesepithel hervorgegangen ist, bekleidet die Fläche des Wulstes.

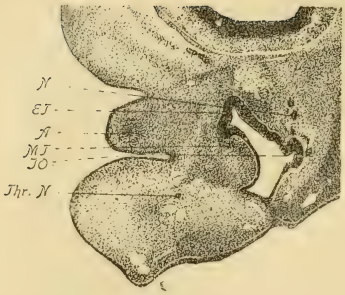
Im dorsalen Winkel biegt die laterale Wand in sanfter Rundung auf die septale über. Nur diese obere Gegend trägt vielschichtiges Riechepithel, welches auch medial nicht weit herunterreicht. Die Bildung eines Ethmoturbinale hat noch nicht eingesetzt, und beim Menschen entsteht dies demnach später als das Maxilloturbinale, während beim Säugetier das umgekehrte Verhältnis statt hat.

Weiter nach vorn zu (s. Fig. VI) hat die untere Muschel etwas an Umfang zugenommen und erreicht fast den dorsalen First der Nasenhöhle. Diese schärfer abgeknickte Uebergangsstelle der beiden Wände ist ebenfalls mit hohem Epithel bekleidet; die laterale Seite nimmt fast allein der niedrige Zellbelag des Maxilloturbinale ein, während der ganze obere Bezirk des Septum Sinnesepithel trägt.

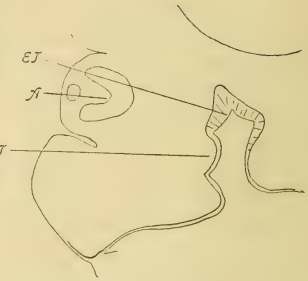
Das nächste Stadium (5 mm Länge) zeigt das erste Ethmoturbinale schon gebildet. Das Geruchsorgan ist, wie Fig. 4, Taf. XVIII zeigt, seitlich zusammengedrückt. Am unteren Teil des Septum, dessen obere Hälfte ins Lumen vorgebuchtet erscheint, springt das hinten blind geschlossene Jakobson'che Organ vor.

Die Aussenwand ist in den hinteren Zweidrittel konkav eingezogen und dort mit niedrigem Epithel bedeckt zur Anlage des Maxilloturbinale (s. Fig. 4 b.) Dies ist etwas distinkter begrenzt als im vorigen Stadium und hebt sich besonders in seinem mittleren Teil und nach der offenen primitiven Choane zu scharf ab. Nach hinten wird die Einbuchtung niedriger und beschränkt sich auf den ventralen Teil der Seitenwand; sie endet ohne das hintere Ende der Choanen zu erreichen. Nach vorn zu flacht sich die Muschel ab. Die Furche, welche sie unten begrenzt (untere Legal'sche Spalte Schönemann's) bleibt am Boden der Nasenhöhle scharf eingeknickt bis zur Einmündungsstelle des Thränennasenganges, dann hört sie plötzlich auf. Ebenso fehlt im vorderen Bereich eine tiefe dorsale Rinne (obere Legal'sche Spalte S.), welche dasMaxilloturbinale von einem darüber gelegenen Nasoturbinale scheiden sollte; die untere Muschel läuft hier allmählich nach dem Boden des Nasensackes unter Abnahme ihrer Höhe aus. Der dorsal von ihr gelegene Bezirk ist nicht vorgebuchtet, die beiden Wände stehen einander hier parallel und eine Andeutung eines Nasoturbinale ist nicht vorhanden.

Dagegen findet sich im hinteren oberen Winkel der Nasenhöhle über dem Maxilloturbinale eine zweite, scharf abgesetzte Einragung, welche nach vorn nur wenig über das caudale Ende des Jakobson'schen Organs hinausreicht und mit hohem Sinnesepithel bekleidet ist. Nach vorn zu spitzt sich der Wulst zu (s. Fig. VIII.) und endet scharf begrenzt, nach hinten zu nimmt er ein grösseres Areal der Seitenwand ein (s. Fig. IX.)



Figur VIII.



Figur IX.

Schnitte durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge. IX hinter VIII 225 ×

A. = Auge. E. T. = Ethmoturbinale I. J. O. = Jakobson'sches Organ. MT. = Maxilloturbinale. N. = Nervus olfactorius. Thr. N. = Thränennasengang.

Bei gleichbleibender Höhe der Nasenhöhle wird ihm dies durch die Verschmälerung der unteren Muschel ermöglicht. Fig. 4 b zeigt die Innenansicht der Seitenwand und die Lage von Maxillo- und Ethmoturbinale deutlich. Von aussen gesehen bildet letzteres eine schräg nach seitlich und vorn abdachende Fläche, deren hinteres Ende ohne Grenze in die seitliche Umrandung der Choane übergeht. (s. Fig. 4 a.)

Dass diese Einragung dem Ethmoturbinale I des Kaninchens entspricht, ist beim Vergleich der Figuren 1 a und 4 a nicht zu bezweifeln. In beiden Fällen handelt es sich um eine von den Wänden der Nasenhöhle abgeknickte schwach konkav eingesunkene Fläche, welcher eine ins Lumen vorspringende Erhabenheit entspricht, und welche den hinteren oberen Bezirk des Riechsackes einnimmt. Beim Kaninchen fanden wir freilich ein umfänglicheres, rein quergestelltes Dach, während der menschliche Embryo eine nur kleine, nach aussen und ventral abdachende Fläche erkennen lässt. Schon hier spricht sich die geringe Ausbildung der Ethmoidalmuscheln des Menschen aus gegenüber dem komplizierten Riechapparat der Säugetiere.

Es fragt sich nun, ob dies Ethmoturbinale des Menschen ebenfalls vom Epithel des Septum gebildet wird. Da das vorige Stadium noch keine Andeutung desselben zeigte, so vermag ich leider keine bestimmte Antwort darauf zu geben, doch sprechen die Fig. VII und IX beim Vergleich für diese An-

sicht. Während Fig. IX über dem mit niedrigem Epithel bekleideten Maxilloturbinale einen bedeutenden Bezirk Sinneszellen, eben das Ethmoturbinale auf der lateralen Wand aufweist, beschränkt sich dieser vielschichtige Zellbelag in Fig. VII auf die Umbiegungsstelle der beiden Wände. Dasselbe zeigen die ebenfalls einander entsprechenden Stellen entnommenen Fig. VIII und VI. Da über dem Maxilloturbinale der Fig. VI hier kein Sinneszellen führender Bezirk an der seitlichen Auskleidung des Nasensackes vorhanden ist, welcher das Material für eine Muschel liefern könnte, so muss dasselbe dem Septum oder wenigstens der Umbiegestelle der beiden Wände entnommen werden. Entstehen nun über diesem ersten Ethmoturbinale noch weitere, gleichwertige Bildungen, so geht aus den Figuren mit Sicherheit hervor, dass für diese an der ursprünglichen Seitenwand kein Platz mehr ist und dass diese sicher septalem Epithel ihren Ursprung verdanken.

Ein älterer menschlicher Embryo, (28 mm Länge) bei welchem die untere Legal'sche Furche sich bereits zu einem weit dorsal ansteigenden lumenlosen unteren Nasengang verlängert hat, zeigt auch noch keine Andeutung einer Nasoturbinale. Dagegen ragt das erste Ethmoturbinale mit freiem Rand ins Lumen vor, und dorsal und hinter diesem ist in gleicher Weise ein zweiter Riechwulst gebildet, der erst flach ist, aber deutlich unabhängig von dem ersten entstanden ist.

Dieser Abschnürungsprozess geht dann weiter vor sich und zugleich vertiefen sich die Furchen zwischen den einzelnen Muscheln. Besonders scharf senkt sich die Spalte unter dem ersten Ethmoturbinale ein und lässt ventral die Highmoreshöhle, dorsal den recessus frontalis entstehen. Ihr scharf herausgeschnittener vorderer Rand wird zum processus uncinatus, und endlich wölbt sich die Gegend des Nasoturbinale vor der mittleren und über der unteren Muschel leicht zum agger nasi vor.

Die weiteren Ausbildungen sind von Killian einer genauen Untersuchung unterzogen worden, doch sind seine Bezeichnungen nach obigen Ausführungen abzuändern. Insbesondere ist es unnötig geworden, für das Nasoturbinale künstlich dieselben Elemente zu suchen, wie sie die Ethmoturbinalia besitzen. Es entspricht:

Concha inferior dem Maxilloturbinale
agger nasi „ Nasoturbinale im engeren Sinne
processus uncinatus der vorderen Lippe der halbmondförmigen Spalte (infundibulum)
Concha media dem Ethmoturbinale I
„ superior „ „ II
„ suprema „ „ III
bulla ethmoidalis der concha obtecta I.

Das menschliche Geruchsorgan weicht also schon in frühern Embryonalstadien von dem der Säuger nicht unerheblich ab. Das Maxilloturbinale entsteht sehr früh, das Nasoturbinale wie auch bei einigen anderen Mammaliern z. B. bei Echidna (Seydel), Manis (Weber) sehr spät, und auch die Entwicklung des ersten Ethmoturbinale setzt verhältnismässig spät ein. Auch ist es nicht positiv zu beweisen gewesen, ob das letztere vom Epithel des Septum entsteht, während dies für die oberen Muscheln sicher anzunehmen ist.

Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich die Muschelbildung der Säuger für den primären Modus ansehe, und die beim menschlichen Embryo beobachteten Abweichungen von demselben als sekundäre Umbildung deute. Die Hauptursache dürfte neben der geringen Ausbildung des Riechapparats die Verlagerung der lamina cribrosa sein, worauf schon von vergleichend-anatomischer Seite genügend aufmerksam gemacht worden ist. Durch die Verlegung der Siebplatte wurde der lange über der lamina terminalis gelegene hintere Riechsack gewissermassen in die Höhe geklappt; dadurch gelangen die Ethmoturbinalia, welche anfangs hinter dem Maxilloturbinale lagerten, über dasselbe und scheinen eine Wiederholung desselben darzustellen, während ihre Genese eine ganz andere ist.

Homologie der Muscheln.

Das Resultat der im vorhergehenden mitgeteilten Untersuchungen lässt sich kurz folgendermassen zusammenstellen:

Die Muscheln der Säuger entstehen durch zwei verschiedene Prozesse: Zum Teil werden sie aus der lateralen Wand herausgeschnitten. Den grösseren, vorderen Abschnitt nehmen das Maxilloturbinale (ventral) und das Nasoturbinale (dorsal) ein, während von den hinteren oberen

Partien die Conchae obtectae entspringen, — zum Teil nehmen sie ihren Ursprung von den oberen Partien der septalen Wand der Riechgrube, welche sich in ihrem oralen Teil abknickt und ein Dach der Nasenhöhle bildet. Von diesem werden von vorn nach hinten fortlaufend kegelförmige Wülste, die Ethmoturbinalia, abgegliedert, welche sich noch durch sekundäre Furchen teilen können. Beide Vorgänge liessen sich bei Tier und Mensch verfolgen, und wenn auch bei letzterem die Genese des ersten Ethmoturbinale nicht sicher festgestellt werden konnte, so ist doch zu vermuten, dass sie nur unbedeutend von der beim Kaninchen beschriebenen abweicht.

Es ergibt sich durch diesen Befund eine sichere Handhabe zur Beurteilung des morphologischen Wertes der Nasenmuscheln; er gestattet eine Bestimmung des Begriffs „Muschel", sowie eine Rubrifizierung und Homologisierung der Turbinalia der verschiedenen Wirbeltierklassen.

Gewöhnlich versteht man mit Gegenbaur unter einer Muschel „eine von der Wand her einspringende, selbständige, von einer einfachen Fortsetzung der Wand gestützte Einragung" und wurde gezwungen, flache Einbiegungen des Nasenskeletts wie die obere Muschel der Vögel als Pseudoconchae abzutrennen. Auch ein Vergleich der knorpeligen Stützen gab keine befriedigenden Resultate; stellt man z. B. das Maxilloturbinale als unteres umgebogenes Ende der Nasenkapsel den wahren Muscheln gegenüber, so entstehen Schwierigkeiten beim Homologisieren des conchae inferior; das untere Ende der knorpeligen Seitenwand liegt z. B. bei Ornithorhynchus unterhalb des Stützskeletts des Maxilloturbinale und bei Vögeln sogar in den nicht verschmolzenen Gaumenfortsätzen.

Daher rieten Born und dann Mihalkovics, den Begriff der Muscheln überhaupt physiologisch zu fassen und jede Einragung in das Lumen der Nasenhöhle mit diesem Namen zu belegen. Entstehen diese Wülste ja auch lange vor der Anlage des Skelettes, welches sich erst im Bindegewebe der bereits ziemlich weit ausgebildeten Muscheln differenziert. Doch verfiel Mihalkovics durch die falsche Idee, dass die Kieferhöhle der Säuger der Rachenrinne der Saurier homolog sei, in den Fehler, die Muschel der letzteren mit dem Riechhügel der Vögel und dem ersten Ethmoturbinale der Säuger in eine Linie zu stellen.

Obige Untersuchungen haben bestätigt, dass man für die Beurteilung des morphologischen Wertes der Muscheln ihre frühere Genese berücksichtigen muss und vom Skelett ganz absehen darf; entwickeln sich doch einzelne Wülste, deren Stützlamellen später grosse Aehnlichkeit aufweisen, in ganz differenter Weise.

Schon in der Reihe der Säugetiere war man sich über die Bedeutung der Turbinalia nicht im klaren. Gewöhnlich wird das Maxilloturbinale abgeschieden und allen übrigen Muscheln, die Ethmoturbinalia genannt werden, gegenübergestellt. Das Nasoturbinale wird als Ethmoturbinale I bezeichnet und die übrigen Riechwülste von zwei, drei bis fünf etc. nummeriert.

Doch empfanden manche Untersucher schon richtig, dass das Nasoturbinale mit den Ethmoturbinalia nichts zu thun habe.

Schwalbe betonte bereits die Sonderstellung dieser Muschel und stellte sie als vordere Muschel den Riechwülsten gegenüber. Er bemerkte, dass sie eine abweichende Bildung erkennen lässt, indem sie als ein langer Wulst sich längs der Umbiegungsstelle der lateralen Wand zum Nasendach weit nach vorn erstreckt.

Noch entschiedener spricht sich Seydel gelegentlich seiner Untersuchung der Entwicklung der Nase von Echidna aus; ich zitiere den ganzen wichtigen Passus. „Das Nasoturbinale einschliesslich seines processus uncinatus ist von den übrigen echten Siebbeinmuscheln scharf zu trennen. Wie in Form und Lage im erwachsenen Zustande, so ist es auch in seiner ontogenetischen Entwicklung von diesen verschieden. Es stellt sich als eine erst im Säugetierstamme selbst entstandene Bildung dar. . . . Was die übrigen Siebbeinmuscheln anlangt, so knüpft ihre Differenzierung an eine einfache, wulstförmige Hervorragung der lateralen Wand der Nasenhöhle an, welche als solche in aller Schärfe in der Ontogenie von Echidna in die Erscheinung tritt und mit Sicherheit den echten Muschelbildungen der niederen Wirbeltiere homologisiert werden kann. Dieser Muschelwulst erfährt mit der zunehmenden Dignität des Geruchsorgans eine Vergrösserung und weitere Ausgestaltung, welche im Prinzip auf eine Oberflächenvergrösserung hinausläuft. . . ."

So exakt die Beobachtungen Seydels sind, so wenig glücklich kann ich seine Folgerungen, die ich hier gleich habe folgen

lassen, finden. Unten werden im Gegenteil die Ethmoturbinalia als eine neue Erwerbung und das Nasoturbinale als bereits bei den Vögeln vorkommend bezeichnet werden.

Endlich hat Schönemann in der eingangs erwähnten Arbeit auf den wichtigen Punkt aufmerksam gemacht, dass das Nasoturbinale völlig unabhängig von den Ethmoturbinalia, die er, wie oben ausgeführt, fälschlich von einem gemeinsamen Wulst, seinem Basiturbinale, sich abgliedern lässt, angelegt wird, wenn er auch beide als Produkte der lateralen Wand ansieht. Der Satz „am besten wird man wohl unterscheiden zwischen Muscheln, welche dem Basiturbinale und solchen, welche den äusseren Wänden der Nasenhöhle (inclus. Nasoturbinale) angehören, also zwischen conchae basiturbinales und conchae parietales incl. nasoturbinales" bringt ein Hauptresultat obiger Zeilen. Dagegen muss ich das Nasoturbinale dem Maxilloturbinale völlig gleichwert erachten und kann mit dem folgenden Satze des Autors nicht übereinstimmen. „Es (das Nasoturbinale) zeigt infolgedessen nicht den eigentlichen Charakter einer echten Muschel, sondern ist mehr ein durch eine Nebenhöhle kanalisierter Teil der Seitenwand, wie dies beim Oberkiefer massiv mit der Kieferhöhle der Fall ist." Es wurde gezeigt, dass das primäre Nasoturbinale sich lange vor Ausbildung des Sinus maxillaris als echte Muschel charakterisiert, demnach diesen Namen verdient, wenn es auch nicht derartige Oberflächenvergrösserungen später aufweist, wie das Maxilloturbinale.

So sei denn nochmals mit aller Bestimmtheit hervorgehoben, dass das Nasoturbinale mit den Ethmoturbinalia nichts gemein hat, sondern mit dem Maxilloturbinale in eine Gruppe, die der vorderen seitlichen Muscheln zu vereinigen ist.

Auch die Conchae obtectae sind mit den Ethmoturbinalia nicht zu vergleichen, und daher sind die Bezeichnungen, welche diese Wülste unter gemeinsamen Namen fassen, nicht berechtigt. [Ektoturbinalia (Paulli), laterale Riechwulstreihe (Zuckerkandl), Ethmoturbinalia laterales (Mihalkovics) werden den Ethmoturbinalia als Endoturbinalia, mediale Riechwulstreihen, Ethmoturb. mediales gegenübergestellt.] Zumal ist der Begriff „Riechwulst" bei der so verschiedenen Ausbreitung des Riechepithels bei erwachsenen Säugern schwer fest-

zuhalten. Genetisch wären die conchae obtectae als conchae laterales posteriores zu bezeichnen.

Endlich könnte man die Ethmoturbinalia, welche allein vom septalen Epithel gebildet werden, als conchae mediales abgliedern. In der Entwicklung dieser definitiven Muscheln sind ebenfalls zwei Prozesse auseinander zu halten: die primären Ethmoturbinalia entstehen selbständig hinter einander, die sekundären werden durch Furchen auf den primären abgetrennt.

Nicht zu verwechseln sind mit diesen Bildungen die Vorsprünge, welche sich am Septum einiger Tiere (Echidna, Manis) finden; sind sie muschelartig, so könnte man ihnen den Namen conchae septales nicht vorenthalten.

Unschwer ergiebt sich jetzt auch eine Homologisierung der Muscheln in den einzelnen Wirbeltierklassen.

Da ist vor allem hervorzuheben, dass eine Bildung von Ethmoturbinalia durch Umklappen der medialen Wand bei keinem anderen Vertebraten vorzukommen scheint. Frontalschnitte durch das hintere Ende der Nasenhöhle von Krokodilembryonen, wie sie Röse und Meek geben, haben zwar eine gewisse Aehnlichkeit mit denen der Säuger, doch wage ich hierüber natürlich keinen Entscheid, bis uns genauere Untersuchungen über die Genese der Muscheln dieser interessanten Gruppe aufgeklärt haben.

Somit sind alle Muscheln der Sauropsiden als Conchae laterales zu bezeichnen; und zwar als conchae laterales anteriores, da Gebilde, welche der halbmondförmigen Falte oder den conchae obtectae der Mammalier gleichzustellen wären, ebenfalls anderweitig nicht beobachtet wurden. Die Anamnier können hier ja nicht in Betracht kommen; bei den Fischen ist die Oberflächenvergrösserung durch schmälere Epithelfalten hervorgerufen, und das Geruchsorgan der Amphibien zeigt in Folge der Blindsacksbildungen ebenfalls ein völlig anderes Gepräge als das der Amnioten. Die skelettgestützten Einragungen zwischen denselben sind kaum den Turbinalien der Amnioten an die Seite zu stellen.

Die Vögel tragen drei Muscheln an der Aussenwand ihrer Nasenhöhle. Die vordere oder Vorhofsmuschel ent-

steht im Bereiche des eingestülpten äusseren Epithels, ist somit mit allen übrigen Muscheln, welche von der primären Riechgrube, vom Sinnesepithel ihren Ursprung nehmen, nicht zu vergleichen und eine Bildung sui generis.

Dagegen entstehen die mittlere, primäre und obere, sekundäre Muschel, letztere auch Riechhügel genannt, als Abschnürungen der äusseren Wand, die sekundäre, später sich anlegende, dorsal von der primären und anfangs auf den vorderen Abschnitt beschränkt. Will man an eine Homologie mit den Gebilden der Säugetiernase denken, so könnte man sie allein dem Maxilloturbinale (die mittlere) und dem Nasoturbinale (die obere Muschel) vergleichen.

Bei Schlangen und Sauriern endlich trägt die laterale Wand der Nasenhöhle eine einzige Muschel, welche in ihrer Genese der Concha media der Vögel so ähnlich ist, dass sie ohne weiteres mit derselben homologisiert werden kann.

Somit ergiebt sich folgende Einteilung der Muscheln:

1. Muscheln, welche aus indifferentem, in die Nasenhöhle einbezogenem Epithel entstehen: concha vestibuli der Vögel.

II. Muscheln, welche vom Sinnesepithel entspringen:

1. von der lateralen Wand (conchae laterales)
   a. den vorderen Teil einnehmend (c. l. anteriores) ventral: Maxilloturbinale der Säuger, concha media der Vögel, Muschel der Saurier und Schlangen, untere Muschel der Krokodile dorsal: Nasoturbinale der Säuger (= agger nasi Mensch), obere Muschel der Vögel (und Krokodile ?)
   b. den hinteren Bezirk einnehmend (c. l. posteriores) conchae obtectae der Säuger.
2. von der ursprünglich medialen Wand (conchae mediales) Ethmoturbinalia der Säuger, Concha media, superior, suprema des Menschen.

Breslau, Mitte Dezember 1901.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Born, G.: Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morpholog. Jahrb. V und VIII. 1879 und 1883.

Gegenbaur, C.: Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschr. VII. 1873.

Killian, G.: Zur Anatomie der Nase menschlicher Embryonen. Arch. f. Laryngol. II, III, IV. 1895—96.

Legal, E.: Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb. VIII. 1883.

Meek, A.: On the Occurrence of a Jacobson's Organ, with notes on the Development of the Nasal Cavity, etc. in Crocodilus porosus. Journ. of Anat. u. Phys. XXVII. 1892.

Mihalkovics, V. v.: Nasenhöhle und Jakobson'sches Organ. Anat. Hefte XI. 1898.

Paulli, S.: Ueber die Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren. Morph. Jahrb. XXVIII. 1900.

Peter, K.: Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. I. Das Wachstum des Riechgrübchens. Arch. mikr. Anat. LV. 1900.

Röse, C.: Ueber die Nasendrüse und die Gaumendrüse von Crocodilus porosus. Anat. Anz. VIII. 1893.

Schönemann, A.: Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums. Anat. Hefte XVIII. 1901.

Schwalbe, G. Ueber die Nasenmuscheln der Säugetiere u. des Menschen. Sitz. phys. Ges. Königsberg XXIII. 1883.

Seydel, O.: Ueber Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. Denkschr. Jena VI. 1899.

Weber, M.: Beiträge z. Anatomie und Entwickelung des Genus Manis. Zool. Ergebnisse Niederl. Ind. II. 1894.

Zuckerkandl, E.: Die Siebbeinmuscheln des Menschen. Anat. Anz. VIII. 1892. Die Entwickelung des Siebbeines. Verh. Anat. Ges. Wien. VI 1892.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII.

Allgemein giltige Bezeichnungen:

A J O = Oeffnung des Jakobson'schen Organs.
A N = Aeussere Nasenöffnung.
Ch = primitive Choane.
C o = concha obtecta.
D N P = ductus naso-pharyngeus
D St = ductus Stensonis.
ET I, II = erstes, zweites Ethmoturbinale.
J O = Jakobson'sches Organ.

L t	= lamina terminalis.
MT	= Maxilloturbinale.
NT	= Nasoturbinale.
P p	= primitiver Gaumen.
P s	= plica semilunaris.
R p s	= recessus posterior superior.
S m	= sinus maxillaris.
S N D	= seitliche Nasendrüse.
Thr N	= Thränennasengang.

Die Figuren sind nach Plattenmodellen gezeichnet. Die roten Linien in Fig. 1b, 2b und 3c stellen die Grenze dar zwischen lateraler und medialer Wand.

Fig. 1. Nasenhöhle eines Kaninchenembryo von $4^1/_2$ mm Nasenscheitellänge 30 ×. 1a von innen und hinten, 1b von aussen und hinten. (Modelliert von Dr. Geberg.)

Fig. 2. Nasenhöhle eines Kaninchenembryos von 6,5 mm Kopflänge. Modelliert von Dr. Geberg. 30 × vergrössert.
2a von der Innenseite nach Wegnahme des oberen Teiles der septalen Wand. Der rote Pfeil zeigt an, dass das Ethmoturbinale I frei ins Lumen vorragt.
2b von der Aussenseite.

Fig. 3. Nasenhöhle eines Kaninchenembryos von 13 mm Kopflänge, 15 × vgr.
3a von innen nach Wegnahme des oberen Teils der medialen Wand.
3b hinterer Abschnitt derselben Figur; das Ethmoturbinale I ist z. T. entfernt worden (die punktierte Linie giebt den Kontur desselben wieder), damit man die Conchae obtectae (c. o.) im recessus posterior superior (R. p. s.) sieht.
3c dasselbe von aussen.

Fig. 4. Nasenhöhle eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge. 25 × vergrössert.
4a direkt von oral gesehen.
4b Innenansicht der Seitenwand. Die rot punktierte Linie giebt die Grenze des vielschichtigen Sinnesepithels an.

Aus der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung des anatomischen Instituts zu Breslau.

Die Entwicklung der Nasenhöhle bei Amphibien.

Teil III: Gymnophionen.

Von

Privatdozent Dr. **V. Hinsberg,**

Assistent an der Universitäts-Poliklinik für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfkrankheiten zu Breslau.

Hierzu Tafel XIX.

Bei der Seltenheit der Gymnophionen war es mir leider nicht möglich, ein so einheitliches und lückenloses Material zu erhalten, wie es mir bei Anuren und Urodelen zur Verfügung stand. Für die Untersuchung der ersten Anlage der Nasenhöhle benutzte ich Embryonen von Hypogeophis rostratus, während ich spätere Entwicklungsstadien an Embryonen und jungen Larven von Ichthyophis glutinosus studieren konnte. Die ersteren verdanke ich, wie schon erwähnt, der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Brauer; es sei mir gestattet, ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für die Ueberlassung des so wertvollen Materials auszusprechen.

Das ausgezeichnet conservierte Material von Ichthyophis, aus der Sarasin'schen Sammlung stammend, stellte mir Herr Dr. Peter in Form von Serien freundlichst zur Verfügung.

Meine Untersuchungen erstrecken sich demnach auf zwei Gattungen, deren Entwicklung trotz ihrer nahen Verwandtschaft in einigen Punkten von einander abweicht. (cf. Brauer p. 505). Ich glaube jedoch nicht, dass sich diese Differenzen auf so wichtige Anlagen, wie die der Sinnesorgane, erstrecken, thatsächlich zeigt auch bezüglich der Ausbildung des Geruchsorganes der jüngste der von mir untersuchten Embryonen von Ichthoyphis

eine grosse Uebereinstimmung mit dem ältesten Stadium von Hypogeophis.

Wesentliche Fehler dürften deshalb durch diese Ungleichheit des Materials wohl kaum bedingt sein. Aeltere Larven von Gymnophionen habe ich nur bezüglich weniger Punkte genau untersucht, da gerade diese Stadien durch die Arbeiten von P. und F. Sarasin so genau bekannt sind, dass weitere Studien über dieselben wohl kaum mehr nötig sind.

Ich beschreibe, wie bei Anuren und Urodelen, zunächst die erste Anlage des Geruchsorgans, dann die Bildung des Lumens und der Choanen, und endlich die weitere Entwicklung und Blindsackbildung.

A. Erste Anlage der Geruchsplatte.

a. Stadienbeschreibung.

Stadium 1.

(Hierzu Figur 1.)

Embryo von Hypogeophis rostratus, in der äusseren Entwicklung dem in Figur 13 von Brauer (7) abgebildeten Stadium entsprechend. Horizontalschnittserie zu 8 μ.

An einzelnen Stellen ist am Ektoderm deutlich Deckschicht und Sinnesschicht zu unterscheiden, stellenweise hat erstere bei der Conservierung anscheinend etwas gelitten, wenigstens ist sie nicht überall als solche zu erkennen. Die Sinnesschicht bildet ventral vom primären Augenbläschen eine flache Verdickung, die Geruchsplatte. Während die innere Zellage des Ektoderms an den übrigen Stellen aus einer Schicht cubischer Zellen besteht, wird die Geruchsplatte aus zwei bis drei Reihen cubischer bis cylindrischer Zellen gebildet. Die Deckschicht ist am Aufbau der Geruchsplatte nicht beteiligt. Sie zieht über die Ränder derselben, deutlich gegen die Sinneszellen abgrenzbar, hinweg. Ueber dem Centrum der Sinnesplatte ist sie nicht an allen Schnitten erkennbar, jedoch finden sich in einzelnen hier schlecht gefärbte Zellen, die wir wohl, ähnlich wie bei den Urodelen, als zu Grunde gehend zu deuten haben. (Fig. 1 bei x).

Die Geruchsplatte ist mit ihrer medialen Fläche dem Gehirn dicht benachbart, sie ist vollkommen flach, von einem Grübchen ist noch nichts wahrnehmbar.

Stadium 2.

Embryo von Hypogeophis rostratus, ungefähr der Figur 15 von Brauer entsprechend. Horizontalschnittserie zu 8 μ.

Die Deckschicht verhält sich wie beim eben beschriebenen Stadium. Die Geruchsplatte hat an Umfang etwas zugenommen, ihr apicaler Pol ist etwas nach innen eingebuchtet.

Stadium 3.

(Hierzu Figur 3).

Embryo von Hypogeophis rostratus, in der äusseren Entwicklung der Fig. 23 von Brauer entsprechend. Lückenhafte Horizontalschnittserie zu 8 μ.

Ueber der Geruchsplatte hat sich ein längliches Grübchen gebildet, und zwar anscheinend dadurch, dass die Ränder der Platte mit dem Ektoderm der Umgebung, das durch die beginnende Mesodermwucherung peripherwärts ausgedehnt wurde, nach aussen gerückt sind, während die mittlere Partie dem Gehirn dicht benachbart blieb. Sie stellt also jetzt ein nach aussen concaves Gebilde dar.

Das so entstandene Grübchen ist am dorsalen Pol am tiefsten, während es sich oralwärts allmählich abflacht. Die Deckschicht zieht bis zum Rande des Grübchens und hört hier auf, im Bereich des Grübchens fehlt sie, so dass die Sinneszellen unmittelbar an der Oberfläche liegen. (Fig. 2).

b. Zusammenfassung der Ergebnisse, und Vergleich der Befunde bei Gymnophionen und bei Anuren und Urodelen.

Bei den Gymnophionen erfolgt, wie bei den Anuren und Urodelen, die erste Anlage der Geruchsplatte durch eine Verdickung des Ektoderms, bei der ausschliesslich die Sinnesschicht desselben beteiligt ist. Auch bei den Blindwühlen lässt sich mit aller Sicherheit feststellen, dass eine aktive Beteiligung der Deckschicht durch Wucherung ihrer Zellen oder durch Verwachsung mit der Sinnesschicht nicht vorhanden ist.

Im Stadium 1. ist die Deckschicht über dem Rande der Geruchsplatte deutlich erkennbar, über dem Centrum derselben befinden sich schlecht gefärbte Zellen, die wir wohl als den Rest des Teloderms zu deuten haben. In den späteren Stadien zieht sie

bis zum Rande des Geruchsgrübchens, um hier aufzuhören, während im Bereich des Grübchens selbst die Sinnesplatte unmittelbar an der Oberfläche liegt.

Sinnes- und Deckschicht verhalten sich also bei den Gymnophionen genau so, wie bei den übrigen von mir untersuchten Amphibien.

Bezüglich der Form der Geruchsplatte ist ein nicht unwesentlicher Unterschied zwischen den Blindwühlen und den Anuren und Urodelen zu konstatieren. Während bei den letzteren die Anlage des Geruchorgans sehr bald eine knopfförmige Gestalt annimmt, (cf. Teil 1, p. 433), bleibt sie bei den Gymnophionen ziemlich flach und relativ dünn.

Auch die Bildung des Grübchens erfolgt in verschiedener Weise; bei den Schwanzlurchen und Batrachiern entsteht dasselbe als Aushöhlung an der Oberfläche der Geruchsplatte, während bei den Gymnophionen die Geruchsplatte als Ganzes sich umbiegt, so dass über ihrer Mitte eine Grube entsteht.

In der Literatur habe ich mikroskopische Untersuchungen über die erste Anlage des Geruchsorgans bei Gymnophionen nicht aufgefunden.

B. Bildung des Nasenlumens und Durchbruch in die Mundhöhle.

a. Literatur.

Die erste Anlage der Nasenhöhle und die Lumenbildung, soweit sich dieselbe durch Betrachtung des Oberflächenbildes feststellen lässt, ist bereits von Brauer in eingehender Weise geschildert worden in Zusammenhang mit der Entstehung des Mundhöhlendaches.

Da das Verständnis der zum Teil sehr komplizierten mikroskopischen Bilder wesentlich durch die Kenntnis der äusseren Form erleichtert wird, halte ich es für zweckmässig, zunächst die Resultate der Brauer'schen Untersuchungen kurz zusammenzustellen, um mich bei der Beschreibung meiner Befunde auf dieselben beziehen zu können. Weiter unten werde ich dann zu prüfen haben, wie weit unsere beiderseitigen Befunde sich decken.

Nach Brauer entstehen die ersten Anlagen der Riechgrübchen „als sehr schwache Abflachungen von etwa dreieckiger

Form", zunächst kaum erkennbar. Dieselben liegen apicalwärts von einer halbkugeligen Vorwölbung, welche der Augenblase entspricht. Etwas später werden sie tiefer und erhalten eine deutliche Umrandung. Sie stehen nicht der Längsachse des Kopfes parallel, vielmehr etwas schief, ihre Längsachsen convergieren ventralwärts. Die Grübchen nehmen sodann an Grösse und Tiefe zu, ihre tiefste Stelle „liegt der dorsalen Seite näher als der ventralen", ventralwärts flachen sie sich allmählig ab, sind aber auch hier scharf umrandet, „besonders von der Mundbucht völlig abgeschlossen." „Der laterale und der mediale Stirnfortsatz, wie man die die Nasenanlage begrenzenden Teile der Stirnfläche bezeichnet, sind mithin ventral vereinigt." Zwischen beiden bildet sich allmählig eine Rinne, „welche die Riechgrube in direkte Kommunikation mit der Mundbucht bringt, die Nasenrachenrinne." Die beiden Stirnfortsätze werden so von einander getrennt, der laterale verwächst mit dem Oberkieferfortsatz, der mediale wuchert in die Tiefe und bildet die Anlage des Gaumens. „Nach der Ablösung der Gaumenanlage wächst der mediale wieder dem mit dem Oberkieferfortsatz vereinigten lateralen entgegen (Fig. 36 a) und legt sich ihm eng an. Dadurch wird natürlich die Nasenrachenrinne verengt bis zu einem allerdings tiefen Spalt. Indem dann die genannten Fortsätze mit einander verschmelzen, verschwindet die äussere Rinne vollständig, die Oeffnungen der Riechgruben kommunizieren allein durch einen engen Kanal mit der Mundbucht". Die äusseren Nasenöffnungen verengen sich im Lauf der Entwicklung.

Diese Befunde Brauers habe ich an den gleich zu beschreibenden Stadien mikroskopisch nachgeprüft. Ich werde mich bei der Schilderung der Befunde der von Brauer gewählten Bezeichnungen „lateraler- und medialer Stirnfortsatz" bedienen, um nicht durch andere Benennungen den Vergleich unserer Resultate zu erschweren. Ich möchte dabei jedoch mit Hinweis auf die Untersuchungen von Peter (22) bemerken, dass die genannten Gebilde nicht genau den Stirnfortsätzen der Amnioten entsprechen. Während nämlich bei den letzteren die Stirnfortsätze die Geruchsgrube umfassen, liegt diese bei den Gymnophionen ganz innerhalb des medialen Stirnfortsatzes.

b. Eigene Beobachtungen.

1. Stadienbeschreibung.

Stadium 4.

Embryo von Hypogeophis rostratus, dem von Brauer in Fig. 32 abgebildeten Entwicklungsstadium entsprechend. Horizontalschnittserie zu 8 μ.

Die Geruchsgrübchen haben an Umfang und Tiefe zugenommen. Am dorsalen Pol ist ein kleines Lumen entstanden, während das Grübchen mundwärts ganz allmählig flacher wird. Die Verwachsung der beiden Stirnfortsätze in der im nächsten Stadium näher zu beschreibenden Weise hat begonnen.

Stadium 5.

(Hierzu Figur 3—5).

Embryo von Hypogeophis, der äusseren Entwicklung nach dem von Brauer in Fig. 35 abgebildeten entsprechend. Horizontalschnittserie zu 8 μ.

Der linke Geruchsack und seine Umgebung wurden bei 150-facher Vergrösserung modelliert. Fig. 3 stellt die Aussenfläche des Modells dar, und zwar von aussen und unten gesehen, sodass ein Teil der lateralen Kopffläche und des Gaumendaches zur Ansicht gebracht ist. Bei Betrachtung des Modells von dieser Seite fällt zunächst die Geruchsgrube (gr.) ins Auge. Dieselbe bildet an ihrem dorsalen Ende einen kleinen Blindsack, während sie sich mundwärts allmählig abflacht. Der „laterale Stirnfortsatz“ ist als Wulst an der nuchalen Umrandung des oralen Teils der Geruchsgrube deutlich zu erkennen. Gegen den medialen ist er durch eine Rinne (Fig. 3 R) scharf abgesetzt. Diese lässt sich oralwärts bis aufs Gaumendach verfolgen und erweitert sich hier zu einem Grübchen (Gr.), das von der Basis der beiden Stirnfortsätze umschlossen wird.

Betrachten wir das Modell von innen her (Fig. 4) — das Gehirn wurde, um einen freien Einblick zu gewinnen, entfernt, — so sehen wir zunächst, apicalwärts vom Auge (Au.), die Geruchsplatte (gs.) als mächtiges, knopfförmiges Gebilde nach innen hervorragen. Unter dem Auge zieht eine Epithelfalte (F.) oralwärts, um in das Epithel des Gaumendaches überzugehen. An der Stelle, an der beide zusammenhängen, zeigt das Gaumendach eine leichte Einbuchtung nach innen zu, die, wie ein Ver-

gleich mit der Aussenfläche des Modells ergiebt, dem vorher erwähnten Grübchen (Fig. 3 Gr.) entspricht. Während also die Epithelfalte oralwärts ins Mundhöhlendach übergeht, hängt sie lateralwärts einerseits mit dem Ektoderm des äusseren Stirnfortsatzes, andererseits mit dem des medialen zusammen.

Die Durchsicht der Schnittserie ergiebt einige Details, die für die Deutung dieser Befunde wichtig sind. In Fig. 5 ist ein Schnitt wiedergegeben, der durch den kaudalen Pol der Geruchsplatte gelegt ist. R entspricht der Rinne an der Aussenfläche des Modells (Fig. 3 R), F der von derselben nach innen ziehenden Falte (Fig. 4 F). Die letztere besteht aus einer doppelten Epithelschicht, die continuirlich mit der Sinnesschicht (s) zusammenhängt. Die Deckschicht (d) des lateralen Stirnfortsatzes (l St) lässt sich bis R deutlich verfolgen, um hier aufzuhören.

Die Falte (F) bildet entschieden die wesentlichste Veränderung gegenüber dem zuletzt beschriebenen Stadium. Bei der Frage, wie die Entstehung derselben zu erklären sei, sind zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen. Einmal wäre es denkbar, dass die Sinnesschicht in einem der Rinne (R) entsprechenden Bezirk in die Tiefe gewuchert sei, eine Leiste bildend, an deren Entwicklung die Deckschicht ganz unbeteiligt ist. Dabei bliebe freilich unerklärt, wodurch dieses Epithelwachstum bedingt ist.

Als zweite Entstehungsart kommen Wachstumsverschiebungen zwischen lateralem und medialem Stirnfortsatz in Betracht. Besonders bei Besichtigung der Aussenfläche des Modells gewinnt man den Eindruck, als sei der erstere spitzenwärts gewachsen, sich dabei dem medialen in einem kleinen Bezirk anlegend, und als sei die Sinnesschicht beider in dieser Ausdehnung verschmolzen, indem die Deckschicht beider Fortsätze zu Grunde ging. Die Rinne (R) und das Grübchen (Gr.) würden dann die Grenze zwischen beiden Fortsätzen noch markieren.

Welche von diesen Entstehungsarten die richtige ist, oder ob vielleicht eine Kombination von beiden anzunehmen ist, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden, ich halte jedoch die zuletztbeschriebene für wahrscheinlicher. Dafür spricht, wie gesagt, die Betrachtung des Aussenreliefs des Modells, daneben aber auch ein Vergleich mit dem nächsten Stadium. Derselbe ergiebt, dass ein Wachstum des lateralen Stirnfortsatzes spitzen-

wärts und eine Verschmelzung mit dem medialen thatsächlich stattfindet, es ist also wohl naheliegend, den erwähnten Befund als den Beginn dieses Prozesses aufzufassen.

Stadium 6.

(Hierzu Figur 6—8.)

Embryo von Hypogeophis rostratus, dessen Oberflächenbild der Abbildung 38 von Brauer entspricht. Horizontalschnittserie zu 8 μ.

Der linke Geruchssack wurde ebenfalls bei 150facher Vergrösserung modelliert.

Der Vergleich des Oberflächenbildes dieses Modelles mit dem beim vorigen Stadium beschriebenen ergiebt einen eingreifenden Unterschied. Der laterale Stirnfortsatz ist mit dem medialen vollständig verschmolzen, die Grenze zwischen beiden ist an der Aussenfläche des Modells kaum mehr angedeutet. Nur am Gaumendach ist das beim vorigen Stadium beschriebene Grübchen noch zu erkennen.

Die Geruchsplatte hat, vorwiegend im Querdurchmesser, erheblich an Umfang zugenommen. Die bisher zum grossen Teil offene Grube ist durch Verwachsen ihrer Ränder in einen Blindsack mit elliptischem Lumen verwandelt, dasselbe mündet am oralen Pol durch eine relativ enge Oeffnung, die Apertura externa, nach aussen.

Die mediale Wand des so entstandenen Geruchsackes wird in ganzer Ausdehnung von vielschichtigem Sinnesepithel gebildet, die laterale von einer dünneren Schicht epithelialer Zellen, die z. T. allem Anschein nach Deckepithelien entsprechen, die beim Schluss der Ränder in die Tiefe verlagert wurden.

Bei Betrachtung der Innenseite des Modells sieht man vom unteren Pol des Geruchssackes einen Epithelstrang (Fig. 7 St) mundwärts ziehen und in das Epithel des Gaumendaches übergehen, gerade an der Stelle, die dem an der Unterfläche des Modells sichtbaren Grübchen entspricht.

Dieser Strang ist, wie die weitere Betrachtung des Modells und die Durchsicht der Schnittserie lehrt, zum grössten Teil solid, nur die mit der Geruchsplatte unmittelbar zusammenhängende Partie zeigt ein feines Lumen, das mit dem der Nasenhöhle kommuniziert, und zwar mit dem am meisten dorsal ge-

legenen Teil derselben (Fig. 8 l). Der Strang besteht sowohl in dem soliden wie auch in dem kanalisierten Teil aus einer doppelten Schicht konzentrisch angeordneter Zellen von kubischer Form. Dieselben sind auch da, wo sie mit der Geruchsplatte zusammenhängen, scharf von den Zellen der letzteren zu unterscheiden, sind also keine Sinneszellen.

Dieser Epithelstrang stellt einen Rest der beim vorigen Stadium beschriebenen Epithelleiste (Fig. 4 F) dar, und zwar entspricht er dem am meisten medial gelegenen Teil derselben. Der lateral von dem Pfeil gelegene Teil (Fig. 4) ist zu Grunde gegangen, zwischen Geruchsack und Gaumendach erscheint deshalb am Modell (Fig. 7) eine breite Lücke, die in Wirklichkeit durch Bindegewebe ausgefüllt ist.

Der beschriebene Strang bildet, wie aus dem Gesagten hervorgeht, eine Verbindung zwischen dem Epithel des Gaumendachs und dem der Geruchsplatte, das Lumen des Geruchssackes kommuniziert jedoch einstweilen noch nicht mit dem der Mundhöhle.

Stadium 7.

Embryo von Ichthyophis glutinosus, etwa gleich Fig. 38 Taf. 4 des Sarasin'schen Werkes. Horizontalschnittserie.

Die Nasenhöhle befindet sich in einem etwas weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadium, als bei dem zuletzt beschriebenen Hypogeophis-Embryo.

Der Geruchssack selbst zeigt keine wesentlichen Unterschiede gegenüber dem Stadium 6, die Apertura externa ist anscheinend noch etwas enger als bei diesem. Dagegen ist bezüglich des Stranges, der vom oralen Pol der Geruchsplatte zum Mundhöhlendach zieht, eine wichtige Aenderung zu verzeichnen. Während derselbe beim Stadium 6 in seinem grössten Teil solid war, ist er jetzt in ganzer Ausdehnung von einem Lumen durchzogen, das einerseits mit dem Hohlraume des Geruchssackes, andererseits mit dem der Mundhöhle kommuniziert. Dadurch ist also eine Verbindung zwischen beiden hergestellt, die primitive Choane. Der neu entstandene Kanal entspricht dem Nasenrachengang Brauers.

Auch noch in einem zweiten Punkt ist ein bemerkenswerter Unterschied wahrnehmbar. Während der beim vorigen Stadium beschriebene Strang ganz aus zweischichtigem, kubischem Epithel

bestand, ist bei dem vorliegenden Embryo nur in der der Mundhöhle zunächst liegenden Partie das Lumen von solchem Epithel eingeschlossen, während es im übrigen von mehrschichtigem Epithel begrenzt wird, das mit dem der Geruchsplatte grosse Aehnlichkeit hat. Es stammt wohl auch von diesem ab und ist dadurch in den Nasenrachengang verlagert, dass beim Wachstum des Embryo der obere Teil des Geruchssackes in die Länge gezogen wurde.

2. Zusammenfassung der Ergebnisse und Vergleich mit Angabe in der Literatur.

Im Stadium 3 stellt die Nasenanlage eine flache Grube dar, die am dorsalen Pol einen kleinen Blindsack bildet, während sie oralwärts flach ausläuft. Die beiden Stirnfortsätze, die zunächst vollständig getrennt sind, schieben sich einander entgegen und verschmelzen allmälig. Die Grenze zwischen beiden ist zunächst noch durch eine aus zwei Epithellagen bestehende Falte markiert, die wahrscheinlich dem Sinnesepithel der beiden Fortsätze cf. p. 375) entspricht, während das Teloderm zu Grunde gegangen ist. Ein Spalt oder ein Lumen zwischen den beiden Epithellamellen ist nicht vorhanden. Die Falte verbindet den unteren Pol der Geruchsplatte mit dem Gaumendach. Indem die Verschmelzung der Stirnfortsätze weiter schreitet, entsteht aus der Geruchsgrube durch Verwachsen der Ränder ein Geruchssack mit enger Apertura externa, die am unteren Pol liegt. Die Epithelleiste zwischen Geruchsplatte und Gaumendach verschwindet bis auf ihren medialen Teil, der als solider Strang bestehen bleibt. Etwas später erhält derselbe ein Lumen, das einerseits mit dem des Geruchssackes kommuniziert, andererseits in die Mundhöhle mündet, also eine primitive Choane darstellt. Ich habe mit Brauer diesen Kanal als Nasenrachengang bezeichnet.

Meine mikroskopischen Befunde, die durch zwei Modelle plastisch dargestellt wurden, decken sich in der Hauptsache mit den oben angeführten Schlüssen, die Brauer aus der Betrachtung des Oberflächenbildes zog. Nur in einem Punkte divergieren unsere Resultate: Brauer nimmt an, dass, während medialer und lateraler Stirnfortsatz sich entgegen wachsen, zwischen beiden die Nasenrachenrinne als enger Spalt bestehen bleibt, und, nachdem erstere vollständig verschmolzen,

einen Verbindungskanal zwischen Mund und Nasenhöhle darstellt. Ich konnte auf Grund des mikroskopischen Befundes feststellen, dass ein solcher Kanal anfangs nicht vorhanden ist, sich vielmehr erst später in einem Zellstrang bildet, der zunächst solid ist.

Die Natur macht also hier, indem sie eine zuerst vorhandene Verbindung verschliesst, dann wieder öffnet, einen Umweg, der sich bei Betrachtung des Oberflächenbildes allerdings nicht vermuten lässt, an dessen Vorhandensein jedoch auf Grund des mikroskopischen Befundes nicht gezweifelt werden kann.

3. Vergleich zwischen Gymnophionen und den übrigen Amphibien.

Die Bildung des Nasenlumens und der Choanen erfolgt bei den Gymnophionen in vollständig anderer Weise, als bei den in Teil eins und zwei beschriebenen Amphibiengattungen.

Die Verwachsung der Ränder der Geruchsgrube spielt bei ihnen bezügl. der Lumenbildung eine bedeutend grössere Rolle als bei den Anuren und Urodelen, bei denen der Hauptteil des Lumens durch Dehiscenz der Zellen der Geruchsplatte entsteht.

Viel tiefgreifender ist jedoch noch der Unterschied in Bezug auf die Choanenbildung. Während bei Anuren und Urodelen eine Verbindung zwischen Mundbucht und der ersten Anlage der Geruchsgrube vollkommen fehlt, und die Choanen dadurch ententstehen, dass zunächst der Geruchssack in der im ersten Teil ausführlich beschriebenen Weise mit dem Mundhöhlenepithel verwächst, dann das Nasenlumen in die Mundhöhle durchbricht, bildet sich bei den Gymnophionen schon sehr frühzeitig eine Kommunikation zwischen Mundbucht und Nasenhöhle, indem letztere oralwärts flach ausläuft. Diese Verbindung wird zunächst wenigstens äusserlich durch Verwachsung der beiden Stirnfortsätze aufgehoben, erst auf Umwegen entsteht wie oben beschrieben, die primitive Choane in Form des Nasenrachenganges. Der Entstehungsmechanismus derselben ist also von dem Bildungsmodus der Choanen bei den übrigen Amphibien sehr verschieden.

Ebenso verschieden ist das Resultat. Während bei Anuren und Urodelen das Sinnesepithel unmittelbar mit dem indifferenten Epithel des entodermalen Vorderdarms in Verbindung tritt, ist bei den Blindwühlen ein vom Ektoderm abstammender Kanal,

der zum ektodermalen Gaumendach führt, der Nasenrachengang, eingeschaltet.

Wodurch diese tiefgreifenden Unterschiede in der Choanenbildung bei den verschiedenen Gliedern der Amphibiengruppe bedingt sind, lässt sich wohl nur ganz allgemein vermuten; sie sind wohl als Anpassung an die so grundverschiedenen Lebensbedingungen anzusehen, die ja auch im Uebrigen beim Aufbau der Organe mächtig modifizierend eingewirkt haben. Wie dieselben im speziellen die Entwicklung des Geruchsorgans beeinflusst haben, entzieht sich einstweilen noch unserer Beurteilung.

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte es scheinen, als habe die Choanenbildung der Gymnophionen mehr Aehnlichkeit mit der, wie wir sie bei den Mammaliern sehen, als mit der bei den übrigen Amphibien. Auch bei jenen spielt das Verwachsen der beiden Stirnfortsätze eine gewisse Rolle, dieselbe ist jedoch, wie man bei genauerem Zusehen leicht feststellt, bei beiden Gattungen sehr verschieden, da bei den Säugern die beiden Falten die Sinnesgrube zwischen sich fassen, während bei den Gymnophionen die Geruchsgrube ganz im Bereich des medialen Stirnfortsatzes liegt.

C. Weitere Entwicklung der Nasenhöhle und Entstehung der Blindsackbildungen.

a. Eigene Beobachtungen als Ergänzung der Sarasin'schen Befunde.

Stadium 8.

Embryo von Ichthyophis glutinosus, ungefähr Fig. 43, Taf. V des Sarasin'schen Werkes entsprechend.

Der Kopf hat eine spitze Form angenommen. Die Apertura externa, die im letzten Stadium noch ziemlich weit von der Kopfspitze entfernt an der ventralen Seite lag, ist ganz an die Spitze gerückt, an der sie ebenfalls ventral liegt. Dadurch ist ein langer, aus zweischichtigem, cubischem Epithel bestehender Einführungsgang entstanden. Derselbe mündet von ventral und lateral her in den apicalen Pol des eigentlichen Geruchssackes. Dieser stellt einen länglichen Hohlraum dar, dessen Querschnitt in den vorderen Partien rundlich, in den caudalen elliptisch ist. Seine Wand wird zum grössten Teil von einer mächtigen Platte

von Sinnesepithel gebildet, nur ein kleines Stückchen derselben besteht aus zweischichtigem, indifferentem Epithel. Dieses liegt fast in ganzer Ausdehnung des Geruchssackes lateral, nur am caudalen Ende desselben ventro-lateral. Der eigentliche Geruchssack trägt an seiner ventro-lateralen Seite eine aus Sinnesepithel bestehende Ausstülpung, die in Form und Lage vollkommen dem Jakobson'schen Organ der Sarasin (cf. Fig. 29, 30, 32, 33 Heft 4, Tafel 17) entspricht. Auch bei Durchsicht der vorliegenden Serie (von der Kopfspitze beginnend) lässt sich deutlich verfolgen, wie die Ausstülpung, die, wie gesagt, in ihrem grössten Theil ventro-lateral vom Geruchssack liegt, ziemlich plötzlich auf die ventro-mediale Seite herüberrückt, sodass ihr caudaler Pol medial vom Nasenrachengang liegt. — Ich möchte für diesen Blindsack jedoch nicht die von den Sarasin gewählte Bezeichnung „Jakobson'sches Organ" anwenden, vielmehr möchte ich ihn zunächst, wie bei der Beschreibung der ähnlichen Bildungen bei Anuren und Urodelen, „unteren Blindsack" nennen. Am vorderen Pol desselben liegt ein kleines Drüsenconglomerat, die „untere Nasendrüse" („Jakobson'sche Drüse" der Sarasin).

Mit der Mundhöhle kommuniziert die eigentliche Nasenhöhle durch einen ziemlich langen, aus zweischichtigem Epithel bestehenden Gang. Derselbe stellt offenbar eine weitere Entwicklungsstufe des beim vorigen Stadium beschriebenen Nasenrachenganges dar. Er mündet in den caudalen Pol der Nasenhöhle von ventro-lateral her, und zwar in die aus indifferentem Epithel bestehende Wandpartie. Am Gaumendach endigt der Gang in Form eines schmalen Spaltes, der sich noch eine Strecke weit caudalwärts als Furche verfolgen lässt.

Das zuletzt beschriebene Stadium stimmt ziemlich genau mit dem jüngsten der von den Sarasin bezüglich der Nasenhöhle untersuchten Exemplare überein. Die späteren Entwicklungsphasen bis zum erwachsenen Zustand sind von den genannten Forschern ziemlich lückenlos dargestellt, sodass weitere Untersuchungen in dieser Richtung kaum nötig sind. Ich habe bei Durchsicht der mir von Herrn Dr. Peter zur Verfügung gestellten Serien dieselben Resultate erhalten. Wenn ich demnach auch nichts wesentlich neues bringen kann, möchte ich doch der Vollständigkeit wegen in kurzen Zügen die weitere Entwicklung

der Nasenhöhle skizzieren, unter Hinweis auf die ausführlichen Darstellungen in dem ausgezeichneten Sarasin'schen Werke (Heft 4, p. 176—193 und Tafel 16 u. 17).

Die Hauptnasenhöhle nimmt im Lauf der weiteren Entwicklung, besonders in den caudalen Partien, an Breite bedeutend zu, dabei wird sie von der ventralen Seite her eingebuchtet, sodass sie auf der Unterseite eine tiefe Längsfurche erhält, die einem unter dem Boden der Nasenhöhle liegenden Knochenwulst entspricht. Gleichzeitig tritt eine Sonderung der Höhle in einen medialen, Sinnesepithel tragenden Abschnitt ein, und in einen lateralen, der von indifferentem Epithel begrenzt ist. Der „untere Blindsack", bezw. das „Jakobson'sche Organ" bildet sich zu einem langen Schlauch aus, der beim erwachsenen Tier dicht vor der Choane von der Haupthöhle sich abzweigt, ein kurzes Stückchen parallel derselben verläuft, dann rechtwinklig umbiegt und in seinem Hauptteil quer zur Längsachse der eigentlichen Nasenhöhle gestellt ist. — Ganz gegen Ende der Larvenperiode tritt der Thränennasengang mit dem blinden Ende des „Jakobson'schen Organs" in Verbindung.

Ich möchte diese kurz referierten Befunde der Sarasin nur in Bezug auf den Einführungsgang und den Nasenrachengang durch einige eigene Beobachtungen ergänzen.

Der letztere nimmt gegen Ende des Embryonallebens schnell an Ausdehnung ab, bei einer Larve von 8,8 cm ist er kaum mehr als solcher vorhanden, vielmehr mündet er vermittelst einer kurzen, weiten Choane in die Mundhöhle (vergl. auch Sarasin, Tafel 17, Figur 33 und Tafel 16, Figur 18).

Der Choanalschleimbeutel der Sarasin ist schon sehr frühzeitig in Gestalt einer kleinen, lateralwärts gerichteten Ausbuchtung angedeutet, die vom Nasenrachengang kurz vor seiner Mündung in die Nasenhöhle abgeht.

Die Apertura externa, und mit ihr der Einführungsgang, wandert allmählig von der ventralen Seite der Kopfspitze an die laterale, dann an die dorso-laterale Seite, dabei wird der Einführungsgang immer kürzer, bei einer Larve von 16 cm Länge ist er kaum mehr vorhanden, vielmehr gelangt man durch die Apertura externa unmittelbar in die Hauptnasenhöhle (cf. Sarasin: Tafel 17, Figur 27).

b. Vergleich der Befunde bei den verschiedenen Amphibiengattungen.

Wie bei der Gegenüberstellung von Urodelen und Anuren, so nimmt auch beim Vergleich der bei den Gymnophionen erhobenen Befunde mit denen bei den übrigen Amphibien vorwiegend ein Gebilde unser Interesse in Anspruch, das ich bei allen als „unteren Blindsack" bezeichnet habe. P. und F. Sarasin, Seydel, Burckhardt u. a. haben bereits darauf hingewiesen, dass die Anlage desselben bei den Blindwühlen in der gleichen Weise erfolge, wie bei den Urodelen, und haben daraus den Schluss gezogen, dass die entsprechenden Organe bei den verschiedenen Amphibiengattungen homolog zu setzen seien.

Ich habe die Befunde dieser Autoren vollkommen bestätigen können, und halte auf Grund des Befundes bei der ersten Anlage den unteren Blindsack der Gymnophionen ebenfalls für homolog dem der Anuren und Urodelen, wenn auch die Entstehung des Nasenlumens und das fertig ausgebildete Geruchsorgan bei den verschiedenen Gattungen weitgehende Unterschiede aufweist.

Bildungen, die den übrigen Blindsäcken der Schwanzlurche und Anuren entsprächen, fehlen bei den Blindwühlen, andererseits vermissen wir bei jenen ein Homologon für den Choanenschleimbeutel der Gymnophionen.

D. Homologie zwischen unterem Blindsack der Amphibien und Jacobson'schem Organ der Amnioten.

Ich habe bereits mehrfach erwähnt, dass von einer Reihe von Autoren wie Fleischer, Seydel, P. u. F. Sarasin und Burckhardt der „untere Blindsack" der Amphibien als Jakobson'sches Organ aufgefasst wird, und zwar auf Grund verschiedener Thatsachen. Erstens erfolgt die erste Anlage des unteren Blindsacks in ähnlicher Weise, wie die des Jacobson'schen Organs der Amnioten, nämlich durch eine zunächst medial gerichtete Ausstülpung des Sinnesepithels der Nasenhöhle. Ferner stehen beide mit einer Drüse in Verbindung, die früher angelegt wird als die übrigen Drüsenbildungen der Nasenhöhle. Drittens endlich werden beide vom ventralen Ast des Olfactorius innerviert.

Ich muss zugeben, dass diese Thatsachen, die auch ich bei meinen Untersuchungen vollkommen bestätigen konnte, den Gedanken an eine Homologie sehr nahe legen.

Ich glaube jedoch, dass man bei der Beurteilung dieser Frage einen überaus wichtigen Punkt nicht unberücksichtigt lassen darf: den grossen prinzipiellen Unterschied in der Anlage und Entwicklung der Nasenhöhle bei Amphibien einer- und Amnioten andererseits. Die Bildung des Nasenlumens und der Choanen ist bei den genannten Gruppen so grundverschieden, dass wir sie wohl kaum als Modifikation eines gemeinsamen Grundtypus ansehen können. Sie stellen vielmehr zwei Entwicklungstypen dar, die kaum eine Aehnlichkeit aufweisen.

Hat sich nun aber die Nasenhöhle der Amphibien in einer Weise entwickelt, die von der bei den Amnioten beobachteten so ganz und gar abweicht, dann sind wir wohl kaum berechtigt, an ihnen auftretende Gebilde als homolog aufzufassen, selbst wenn sie mancherlei Aehnlichkeiten aufweisen. Wir haben vielmehr die Möglichkeit zu berücksichtigen, dass sich bei beiden, auch ohne dass eine phylogenetische Grundlage vorhanden ist, ähnliche Gebilde entwickelt haben, vielleicht sogar einer ähnlichen Funktion dienend. Derartige Organe müssen wir dann aber als analoge, nicht als homologe, bezeichnen.

Ferner ist meines Erachtens zu berücksichtigen, dass der untere Blindsack der Amphibien sich ontogenetisch wesentlich später entwickelt, als das Jacobson'sche Organ der Amnioten, das bekanntlich sehr früh, schon vor dem Schluss der Nasenrinne, angelegt ist.

Unter diesen Umständen ist es bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse vielleicht vorsichtiger, für Jakobson'sches Organ der Amnioten und unteren Blindsack der Amphibien eine Analogie, nicht Homologie, anzunehmen, bis etwa weitere Grundlagen für die Beurteilung der Frage gewonnen sein werden.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

Ausser der in Teil 1 und 2 (dieses Archiv Bd. 58, p. 478) angeführten Literatur wurde benutzt:

22. Peter, K.: Zur Bildung des primitiven Gaumens bei Mensch u. Säugetieren. Anatom. Anzeiger 1902.

Figurenverzeichnis Tafel XIX.

Fig. 1. Schnitt durch die Mitte der linken Geruchsplatte eines Embryo von Hypogeophis rostratus, Stadium I. Vergrösserung c. 150fach. Bei x zu Grunde gehende Zellen der Deckschicht.

Fig. 2. Horizontalschnitt durch die linke Geruchsplatte eines Embryo von Hypogeophis rostratus, Stadium 3. Vergrösserung 80fach.

Fig. 3 u. 4. Modell des linken Geruchssackes und seiner Umgebung von einem Embryo von Hypogeophis rostratus, in Fig. 3 von unten und aussen, in Fig. 4 von innen gesehen.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch den unteren Pol der Geruchsplatte desselben Embryo, Vergrösserung 80fach.

Fig. 6 u. 7. Modell des linken Geruchssackes von einem Embryo von Hypogeophis rostratus, Stadium 6, in Fig. 6 von aussen und unten, in Fig. 7 von innen gesehen.

Fig. 8. Horizontalschnitt durch den unteren Pol eines Embryo von Hypogeophis rostratus, Stadium 6, Vergrösserung 80fach. Das Hauptlumen der Nasenhöhle ist in dem gezeichneten Schnitt nicht getroffen, sodass der Zusammenhang desselben mit dem Lumen (l.) des Epithelstranges (St.) nicht ersichtlich ist.

Leider sind einige Figuren in falscher Stellung lithographiert worden; es geben die angebrachten Bezeichnungen Auskunft über die Lage derselben.

Buchstabenerklärung.

a ex = Apertura externa.
Au = Auge.
d = Deckschicht.
F = Epithelfalte, vom unteren Pol der Geruchsplatte zum Gaumendach ziehend.
G = Gehirn.
Gd = Gaumendach.
Gr = Grübchen am Gaumendach, von der Basis der beiden Stirnfortsätze umfasst.
gs = Geruchssack.
l = Lumen des den Geruchssack mit dem Gaumendach verbindenden Epithelstranges.
l St = lateraler Stirnfortsatz.
pl = Geruchsplatte.
R = Rinne, die Grenze zwischen lateralem und medialem Stirnfortsatz markirend.
s = Sinnesepithel.
St = Epithelstrang zwischen Geruchssack und Gaumendach.

Aus der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung der anatomischen Anstalt zu Breslau.

Die Entwicklung des Geruchorganes der Selachier.

Von

Kurt Berliner, cand. med.

Hierzu Tafel XX und 7 Textfiguren.

So eingehend sich die Forschung mit der Entwicklungsgeschichte der Selachier beschäftigt hat, die Entstehung des Geruchsorganes[1]), ist bisher noch nicht zum Gegenstande speziellerer Untersuchung gemacht worden.

Balfour (1878) erwähnt in seiner Monographie über die Entwicklung der Elasmobranchier das Organ nur kurz, und auch spätere Autoren, wie Milnes Marshall (1879), J. Beard (1889), H. E. und F. Ziegler (1892) und Holm (1895) beschäftigten sich mehr mit seinen Beziehungen zu den anderen Gebilden am Kopfe oder mit seinem Verhältnis zum Riechnerven, als mit der anatomischen Entwicklung. Auch C. K. Hoffmann interessiert sich in seiner kurzen, immerhin aber etwas genaueren Betrachtung im wesentlichen für das Verhältnis des werdenden Organes zum Centralnervensysteme.

Eine genauere Untersuchung über die rein morphologische Entwicklung dürfte deshalb nicht unwillkommen sein.

Als Material standen mir mehrere Stadien von Acanthias vulgaris zur Verfügung. Auch einige Pristiurusembryonen wurden zum Vergleiche herangezogen, ebenso zwei von Spinax niger. Die Objekte sind in Sublimatalkohol fixiert und mit Alauncarmin gefärbt. Paraffineinbettung. Zur Klarlegung der nicht ganz einfachen topographischen Verhältnisse wurden von den Geruchsorganen zweier Acanthiasembryonen Wachsmodelle angefertigt.

Die Arbeit ist in der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung des anatomischen Instituts entstanden. Die Anregung zu dieser Untersuchung ging von Herrn Dr. Peter aus, unter dessen

[1]) Mit der Bezeichnung „Geruchsorgan“ möchte ich für die Funktion des Sinnesorgans nichts praesumieren; ich wende diesen Ausdruck lediglich in vergleichend-anatomischem Sinne an.

Leitung die Arbeit verfasst wurde. Herr Geheimrat Hasse überwies mir freundlichst einen Arbeitsplatz daselbst. Herr Professor Schaper stellte mir ein reichliches Untersuchungsmaterial zur Verfügung und unterstützte mich auch sonst vielfach. Vervollständigt wurde noch das Material durch das liebenswürdige Entgegenkommen der Herren Professoren Kükenthal und H. E. Ziegler (Jena).

Allen diesen Herren meinen besten Dank!

Die folgenden Zeilen sind in zwei Hauptabschnitte gegliedert. Im ersten speziellen Teile sind die einzelnen Stadien beschrieben, während im zweiten Abschnitte allgemeinere Betrachtungen über die Entstehung des Organes und besonders wichtiger Teile desselben folgen werden.

I. Spezieller Teil.

Stadienbeschreibung.

Stadium 1.

Acanthiasembryo von 3 mm Länge.

Hierzu Fig. 1. Taf. XX.

Bei diesem Embryo finden sich seitlich am Vorderkopfe, nach dorsal und lateral schauend, in der Nähe des noch offenen Neuroporus die ersten Anlagen des Riechorgans in Gestalt zweier flacher Verdickungen des Ektoderms, deren Zellen sich von denen der Umgebung dadurch unterscheiden, dass sie deutlich höher sind und Spindelform aufweisen. Ferner sind ihre Kerne mehr mesodermwärts gelagert, während die des undifferenzierten Hautblattes die Mitte der cylindrischen Zellen einnehmen. Die Sinneszellen erreichen an der Stelle der grössten Verdickung eine Höhe von 25,5 μ, im Gegensatze zu den durchschnittlich nur 10 μ hohen Elementen des Kopfektoderms. Eine schärfere Abgrenzung zwischen den beiden Zellarten besteht hier noch nach keiner Richtung hin, vielmehr gehen die undifferenzierten Zellformen auf allen Seiten allmählich in die primitiven Sinneszellen über. Die Fig. 1 Taf. XX stellt einen Querschnitt dar, der in der Höhe des in diesem Stadium noch offenen Neuroporus liegt. Zu beiden Seiten sieht man die Verdickung des Epithels. Die hier zu Tage tretende gleichmässige Einsenkung ist wohl auf die geringe Mesodermentwicklung zurückzuführen, wie sie auch bei Embryonen anderer

Vertebraten in demselben Stadium sich findet. (Allerdings ist die Fixierung dieses Embryos nicht tadellos).

Das Bild zeigt deutlich, dass am Neuroporus, also dort, wo sich das Wandepithel des Vorderhirnes in das des Hornblattes umschlägt, sich undifferenzierte, cylindrische Ektodermzellen finden, dass also hier nicht die geringsten Beziehungen zwischen dem werdenden Sinnesorgane und dem Neuroporus bestehen.

Stadium 2.

Acanthiasembryonen von 9—12 mm Länge.

Die Geruchsorgane der nächsten Stadien von 9—12 mm Länge stehen auf morphologisch gleichwertiger Stufe. Sie stellen seitlich am Vorderkopfe gelegene Verdickungen des Ektoderms zu zwei- bis dreischichtigen Zellplatten dar. Die Höhe des Sinnesepithels beträgt an der dicksten Stelle 47,7 μ. Der Charakter der Zellen desselben ist der gleiche wie im vorigen Stadium; doch ist hier die Abgrenzung gegen die undifferenzierte ektodermale Umgebung hin, besonders nach vorn und dorsal, schon scharf ausgesprochen. Das Mesoderm ist bedeutend stärker entwickelt und darauf ist es wohl zurückzuführen, dass die bei dem vorigen Stadium erwähnte gleichmässige Einbuchtung sich ausgeglichen hat. Dagegen ist eine deutliche Einsenkung des Epithels vorhanden, die nicht in der Mitte der Ektodermverdickung liegt, sondern mehr nach apikal dorsal zu, so dass der Abfall von vorn steiler, von hinten her flacher ist. An der Stelle der tiefsten Einsenkung erreicht das Ektoderm eine Dicke von fünf bis sechs Schichten von Zellen mit eng aneinandergerückten Kernen. Die Mitosen liegen, wie in späteren Stadien, an der Aufsenfläche der Geruchsplatte.

Ganz rückenwärts, dort also, wo die Verdickung ihren höchsten Grad erreicht, kommt es auf beiden Seiten zu einem Zusammenhange zwischen dem obersten Teile der Sinnesplatte und der Vorderhirnwand. In gleicher Höhe mit dieser engen Verbindung mit dem Centralnervensysteme hat die verdickte Ektodermplatte ihre obere Grenze.

Stadium 3.

Acanthiasembryo von 12 mm Länge.

Hierzu Fig. 2 und 3, Tafel XX.

Das Geruchsorgan dieses Stadiums wurde in 60-facher Vergrösserung rekonstruiert. (Fig. 3, Tafel XX). Aus Fig. 2

geht zunächst hervor, dass infolge der inzwischen eingetretenen Verbreiterung der dorsalen Kopfpartieen das Organ eine Verlagerung ventralwärts erfahren hat. Die Einsenkung des Sinnesepithels hat einen noch höheren Grad erreicht. Infolgedessen bildet das Ektoderm nach vorn und medianwärts von der Sinnesgrube eine hier schon deutlich ausgeprägte Aufwulstung. Besonders fortgeschritten zeigt das Modell die Verdickung des Riechepithels, die in den Partieen, wo sie auch im vorigen Stadium ihre stärkste Ausbildung aufwies, zugenommen hat, also in den vorderen und oberen Regionen der Sinnesplatte.

Das Gebiet der zu Sinneszellen differenzierten Elemente, das sich bei Durchsicht der Schnittserie unschwer abgrenzen lässt, ist in der Abbildung des Modells durch eine punktierte Linie hervorgehoben. Man sieht, dass es nach vorn und medianwärts weit über die eingesenkte Partie hinausragt.

Die mikroskopische Betrachtung eines Querschnitts durch das Organ dieses Stadiums (Fig. 2, Taf. XX) zeigt das ca. 60 μ dicke Epithel des seitwärts schauenden Geruchsgrübchens, das mit scharfem Winkel ins embryonale Bindegewebe vorspringt. Auch ist aus der Figur 3 ersichtlich, dass die Einsenkung des Sinnesepithels besonders die vorderen und dorsalen Teile der Plakode betrifft.

Stadium 4.

Pristiurusembryo von 10 mm Länge.

Hierzu Fig. 4. Taf. XX.

Einen willkommenen Uebergang zwischen dem soeben beschriebenen und dem folgenden Stadium von Acanthias bildet das Geruchsorgan eines Pristiurusembryos von 10 mm Länge. (Fig. 4, Taf. XX). Man kann es deshalb ohne Bedenken der Entwicklungsserie einreihen. Während die ersten Acanthiasstadien die Einsenkung des Sinnesepithels nur in den dorsalen und apikalen Partieen der Geruchsplatte aufwiesen, ist hier die gesamte zu Sinnesepithel differenzierte und bereits durch lebhafte Proliferation verdickte Region des Ektoblasts zu einer grübchenartigen Vertiefung eingesenkt. Die das Geruchsorgan dorsalwärts vom Ektoderm absetzende Aufwulstung hat in hohem Grade zugenommen, und auch ein ventraler Wulst ist schon zu erkennen. Doch sind diese Wülste lediglich auf die

Einsenkung des Organes und nicht auf aktive Wachstumsvorgänge der Ränder der Riechgrube zurückzuführen.

Stadium 5.

Acanthiasembryo von 25 mm Länge.

Hierzu Fig. 5, Taf. XX.

Das Geruchsorgan dieses Stadiums schliesst sich in seiner Gestaltung eng an das soeben beschriebene an. (Fig. 5, Taf. XX). Aus der grubenförmigen Einsenkung ist ein tiefer Blindsack mit steil abfallenden Wänden geworden. Die Dicke des Sinnesepithels beträgt 50 μ. In der Basalwand des Blindsackes sind die allerersten Anfänge einer Faltenbildung deutlich zu erkennen. Als solche sind scharfe Einkerbungen zu betrachten, die an der Lumenseite des Sinnesepithels zu erkennen sind. Zwischen zwei derartigen Einkerbungen befindet sich eine geringe Aufwulstung des Sinnesepithels, der auf der mesodermwärts schauenden Fläche auch eine leichte Einsenkung entsprechen kann.

Bemerkenswert ist auch, dass das vorliegende Stadium zum ersten Male die Spaltung des Ektoblasts in zwei Schichten, in die cylindrische Sinnesschicht und die dünne, aus langgestreckten Zellen sich zusammensetzende, membranöse Deckschicht zeigt. Eine strenge Abgrenzung des Sinnesepithels von dem undifferenzierten Ektoderm wird dadurch wesentlich erleichtert. Aus der erwähnten Figur geht hervor, dass das Gebiet des Sinnesepithels auch hier sich nicht auf die Wandungen des Blindsackes beschränkt, sondern dass auch dessen nächste, nicht eingesenkte Umgebung sich aus Sinneselementen zusammensetzt.

Stadium 6.

Acanthiasembryo von 27 mm Länge.

Hierzu Fig. 6 u. 7, Tafel XX.

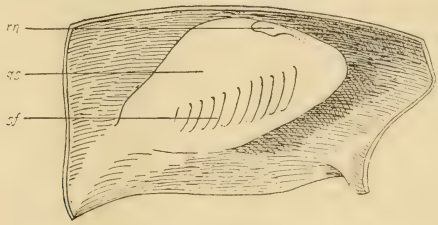
Auch von dem Geruchsorgane dieses Stadiums wurde ein Plattenmodell angefertigt.

Das Organ bildet einen tiefen Blindsack, dessen Grund rhombisch gestaltet ist und ungefähr mit der Wand des Vorderhirns parallel läuft.

Betrachtet man das Modell von der Aussenseite her, (Fig. 7, Tafel XX), so sieht man in eine tiefe Einbuchtung, deren Eingang in seiner Umgrenzung an eine Sanduhr erinnert. Dieser

erstreckt sich in seiner Längsrichtung von apikal seitlich nach nackenwärts medial. Nach dem Munde zu läuft der Boden der Sinnesgrube seicht ins Ektoderm aus, während nach der Kopfspitze zu ein plötzlicher Umschlag in eine tiefe Einsenkung führt. Der Eingang verengt sich nämlich in der Mitte durch zwei vorspringende Wülste, einen grösseren, vorderen, medialen, dem ein gegenüberliegender, schwächer entwickelter entgegenwächst. Im Grunde fallen einander parallel verlaufende, in apikal-nuchaler Richtung sich hinziehende Faltenanlagen auf. Da man von der Aussenseite des Modells her einen kleinen Teil der Innenwand des Organes übersehen kann, muss man dieses von der medialen Seite her ins Auge fassen, um über seine Gestalt ins klare zu kommen.

Von hier aus sieht man (s. Textfig. 1) einen Blindsack, der, zwischen Ektoderm und Gehirn gelagert, durch dieselben gleichsam flach zusammengedrückt erscheint. Die Innenwand erinnert in ihrer Form an einen Rhombus; seine untere Wand läuft auch hier seicht aus und zeigt so, dass an dieser Stelle die Wandung der



Textfigur 1: Innenseite des modellierten Geruchsorganes eines Acanthias von 27 mm Länge.
gs. = Geruchssack. sf. = Schneider'sche Falten. rn. = Riechnerv.

Sinnesgrube ins Hautblatt übergeht; der obere, nach apikal schauende First des Geruchsblindsackes entspricht der Stelle der tiefsten Einsenkung. In der Richtung der längeren Diagonale des Rhombus zieht sich die Region der Faltenanlagen hin, die, hier zehn Erhebungen bildend, deutlich zu sehen sind und in der Gegend des äusseren Einganges des Organes liegen. Der Grad ihrer Ausbildung ist verschieden; die am meisten lateral gelegenen Falten sind am schärfsten ausgeprägt und verlaufen in grösster Länge von oben nach unten, die medialen

werden immer niedriger und haben auch geringere Längenausdehnung. Diesem von der Mesodermseite her sichtbaren Relief entspricht vollkommen die Modellierung der freien Innenseite, nur dass sich natürlich die im Grunde des Blindsackes sich erhebenden Falten auf der mesodermwärts gerichteten Seite der Basalwand als Rinnen darstellen.

An der tiefsten Stelle der Einsenkung tritt die Anlage des Geruchsnerven heraus und verläuft nach vorn und innen, was auf seinen baldigen Uebergang in die Vorderhirnwand hinweist.

Mikroskopische Betrachtung.

Das Sinnesepithel besteht aus zwei bis drei Schichten dicht gedrängter, spindelförmiger Zellen mit langgestreckten Kernen: seine Dicke beträgt im Durchschnitt 25 μ. Die mittlere Höhe der Falten ist 50 μ. Beziehungen der Faltenanlagen zum Mesoderm sind hier noch nirgends nachweisbar. (Fig. 6, Tafel XX).

Von Interesse ist ferner bei diesem Stadium die Zusammensetzung der beiden den Eingang des Blindsackes sanduhrförmig verengenden Wülste. Ihre inneren Blätter zeigen deutliches Sinnesepithel, das sich scharf von dem in zwei Schichten gesonderten undifferenzierten Ektoblast absetzt. In Fig. 7, Tafel XX ist die Grenze des Sinnesepithels durch eine punktierte Linie markiert. Man sieht hier, dass die stärker ausgebildete vordere Falte eine geringe aus gespaltenem Ektoderm bestehende Aufwulstung zeigt.

Stadium 7.

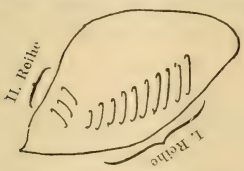
Acanthiasembryo von 27 mm Länge.

Der nächste Acanthiasembryo ist zwar ebenso lang wie der eben beschriebene, sein Geruchsorgan zeigt jedoch in mehrfacher Hinsicht eine höhere Ausbildung, ein Beweis dafür, wie rasch das Wachstum des Sinnesorgans in diesen Stadien vor sich geht.

Während im vorigen Stadium das Mesodermgewebe in glatter Fläche unter den Faltenanlagen sich hinzog, beginnt jetzt Mesenchymgewebe in die Rinnen auf der Mesodermseite hineinzuwachsen.

Ausserdem zeigt dieses Stadium den Beginn einer zweiten Faltenbildung, die völlig getrennt von der

ersten entsteht. Es sind zwei bis drei niedrige Erhebungen, die in der Basalwand des Blindsackes an dessen medialem Firste hinziehen, in ihrer Richtung mit den Falten der ersten Reihe einen stumpfen Winkel bildend. Das nebenstehende Schema soll ein Bild von der Lage dieser Falten geben. Die Ortsbezeichnungen beziehen sich in dieser und den folgenden Textskizzen immer auf die sich wenig ändernde Form des modellierten Geruchsorganes, so dass also „oben“ gleich „apikal“ und „unten“ gleich „nuchal“ ist.



Textfigur 2: Schema der Anordnung der beiden Faltenreihen bei einem Acanthiasembryo von 27 mm Länge.

Stadium 8.

Acanthiasembryo von 47 mm Länge.

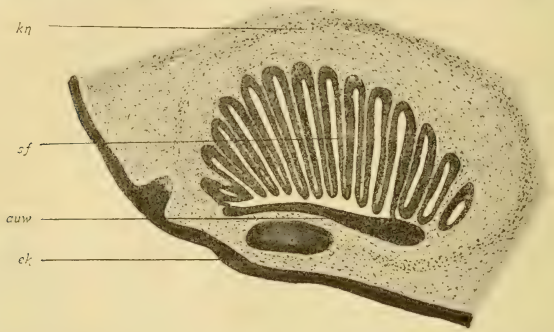
Hierzu Fig. 8 u. 9, Tafel XX.

In diesem Stadium findet man den Blindsack allseitig erweitert und vertieft. Die Falten sind kolossal gewuchert und nehmen die gesamte Innenwand bis oben und unten heran ein, so dass die ersten wie die letzten Querschnitte die Falten flach treffen. Die ganze Innenwand hat sich etwas konkav ausgebogen und sich besonders auch infolge der starken Vertiefung der Falten beträchtlich von der Aussenfläche entfernt. Dies hat zu einer wesentlichen Vergrösserung des Organes geführt, vornehmlich in dessen mittleren Teilen. Damit hängt auch die verschiedene Höhe der eine Epitheldicke von 25 μ zeigenden Falten zusammen. Die in den mittleren Partien der Innenwand sich erhebenden sind am höchsten, nach den Seitenwänden zu werden die Falten immer niedriger. Ihre Höhe bewegt sich zwischen 300 und 550 μ. In zwei Reihen, zwischen denen eine halbmondförmige Zone faltenfrei bleibt, füllen sie die gesamte Innenwand des Geruchsblindsackes aus. Die erste Reihe, die der zuerst gebildeten entspricht, erhebt sich von der unteren Wand und dem unteren Teile der Innenwand, während die Falten der zweiten Reihe in einem nach unten konkaven Bogen die gesamte obere und den im vorigen Stadium noch faltenfreien Teil der Innenwand einnehmen, mit Ausnahme der oben erwähnten Zone.

Die beiden Hautwülste, die bei dem modellierten Organe eine sanduhrförmige Einengung des Einganges in den Geruchsblindsack bedingten, haben sich ebenfalls sehr vergrössert und verschliessen nunmehr den Eingang fast völlig, indem sie sich zum Teil überdecken.

Mikroskopische Betrachtung.

Die Textfigur 3 stellt einen Querschnitt durch den apikalen Blindsack dar. Einen Ausschnitt daraus zeigt Fig. 9, Taf. XX.



Textfigur 3: Uebersichtsbild des Querschnittes durch den Geruchsblindsack eines Acanthiasembryos von 47 mm Länge.
ek. = Ektoderm. auw. = Aussenwand des Blindsackes. sf. = Schneider'sche Falten. kn. = Knorpelkapsel.

In den Schneider'schen Falten haben die Kerne der Sinneszellen ihre bei den früheren Stadien längsovale Gestalt insofern geändert, als ihre Umrisse sich hier mehr der Kreisform nähern. Die Lage der Kerne zur Achse des Faltenquerschnittes ähnelt der Anordnung der Rami einer Feder, was auf eine dachziegelartige Aufeinanderschichtung der Elemente des Sinnesepithels hinweist. Dieses hat so gewissermaassen den Charakter eines zwei- bis dreireihigen Epithels angenommen. (Tafelfigur 9.)

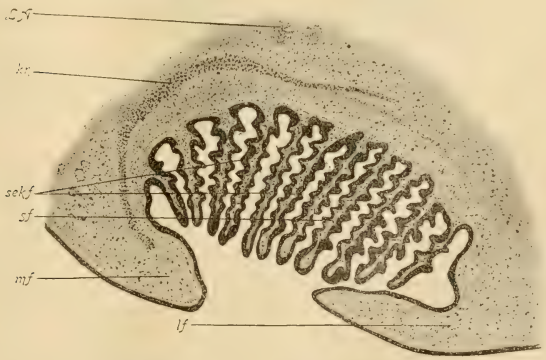
Von Interesse sind hier ferner die inzwischen eingetretenen Veränderungen in der Lagerung des Sinnesepithels. Während noch im vorigen Stadium von 27 mm Länge sich die gesamte Wand des Geruchsblindsackes aus spezifisch differenzierten Zellen zusammensetzte, zeigen hier lediglich die Teile Sinnesepithel,

welche die Schneider'schen Falten bilden, (sf.) sowie die faltenfreie Zone zwischen den beiden Reihen. Die gesamte übrige Wand des Sinnesorganes besteht zum Teil aus zweischichtigem Epithel, zum Teil scheinen ursprünglich deutlich als Sinnesepithel angelegte Partieen eine eigenartige Umwandlung aufzuweisen, durch die ihr Epithel ebenfalls den Charakter eines zweischichtigen annimmt. Ganz besonders gilt dies, und das soll aus Fig. 9, Tafel XX hervorgehen, für die faltenfreie Aussenwand des Blindsackes.

Stadium 9.

Acanthiasembryo von 17 cm Länge.

In der äusseren Gestaltung und räumlichen Ausdehnung des Organes sind keinerlei Aenderungen vor sich gegangen, nur dass es natürlich in einem dem allgemeinen Körperwachstume entsprechenden Grade an Grösse zugenommen hat. Die Knorpelkapsel, deren Anfänge bereits bei dem vorigen Stadium zu konstatieren waren, hat sich inzwischen weiter gebildet. Ferner haben die Schneider'schen Falten durch die Bildung sekundärer, auf ihrem Querschnitte senkrecht stehender Fältchen eine Vervollkommnung erfahren. (Textfigur 4.)



Textfigur 4: Querschnitt durch den Geruchsblindsack eines Acanthiasembryos von 17 cm Länge.

mf. = mediale Hautfalte. lf. = laterale Hautfalte. sf. = Schneider'sche Falten. sekf. = sekundäre Faltungen. kn. = Knorpelkapsel. L. A. = Lorenzinische Ampullen.

Auch in diese sekundären Faltungen sieht man mesodermale Elemente einwachsen. In der Gestaltung der das Riechorgan deckenden Hautfalten, von denen die mediale die laterale überlagert, ist eine besondere Umwandlung nicht eingetreten.

Das zum Vergleiche untersuchte Riechorgan eines 11 cm langen Embryos von Spinax niger zeigt ebenfalls die Oberfläche der Schneider'schen Falten durch sekundäre Fältchen vergrössert.

Vergleichende Untersuchung von Pristiurusembryonen.

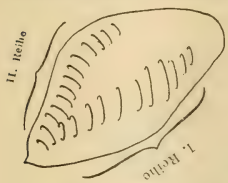
Bei einem Pristiurusembryo von 5 mm Länge findet sich mit der Verdickung der Sinnesplatte eine bereits deutlich ausgesprochene Einsenkung, wie sie erst der Acanthiasembryo von 9 mm zeigt.

Das nächste Stadium von 8 mm Länge entspricht in der Entwicklung der Geruchsgrube dem Acanthiasembryo von 14 mm, dessen Riechorgan rekonstruiert wurde. Auch hier ragt das Sinnesepithel in scharfem Winkel ins embryonale Bindegewebe vor, und auch die Einsenkung der Plakode geht in analoger Weise vor sich. Es hat demnach den Anschein, als entwickelte sich das Organ bei Pristiurus früher, die Differenz ist aber wohl nur auf den Unterschied in der Grösse der Embryonen überhaupt zurückzuführen.

Das folgende Stadium von 10 mm Länge wurde schon oben beschrieben, da es eine Lücke in der Entwicklungsreihe von Acanthias ausfüllte. Eine Spaltung des Ektoderms ist in diesem Stadium noch nicht vorhanden.

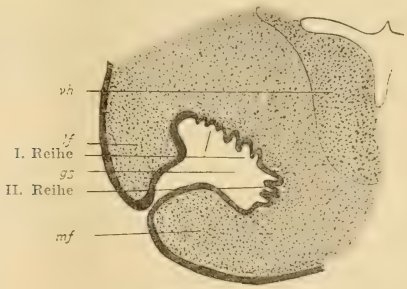
Der nächstältere Pristiurus von 18 mm zeigt bereits in einem vertieften und durch zwei kräftig ausgebildete Hautfalten überwölbten Geruchsblindsack zwei Reihen von wulstförmigen Erhebungen des Sinnesepithels von etwas weiter fortgeschrittener Entwicklung, als die des modellierten Acanthiasstadiums von 27 mm. Die Schneider'schen Falten beider Reihen haben ungefähr gleiche Höhe, so dass man aus dem Grade ihrer Ausbildung keine Entscheidung darüber treffen kann, welche von beiden als die zuerst angelegte zu betrachten ist. Immerhin scheint die geringere Anzahl der von der medialen Wand des Blindsackes sich erhebenden darauf hinzuweisen, dass diese Reihe die später gebildete ist.

Bemerkenswert ist, dass in der Anordnung der beiden Reihen ein Unterschied von der bei Acanthias beobachteten besteht. Während dort beide völlig getrennt waren, stehen sie hier im unteren, inneren Winkel im Zusammenhange. In der nebenstehenden Textskizze ist eine Wiedergabe dieser Lagebeziehungen versucht. Wenngleich die äussere Form des Organes wohl etwas von der bei Acanthias vorliegenden differiert, so kann man sich doch durch Projektion der aus der Schnittserie ersichtlichen Lageverhältnisse auf das dort festgestellte Schema Klarheit verschaffen.



Textfigur 5: Schema der Anordnung der beiden Faltenreihen bei Pristiursus.

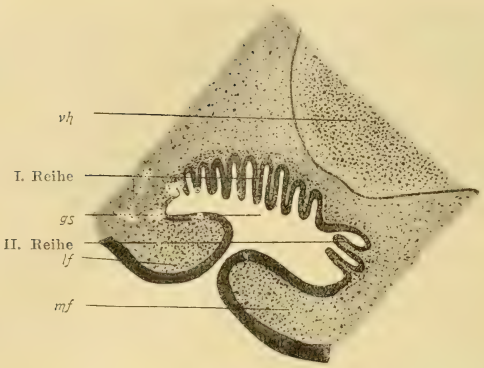
Das Uebersichtsbild (Textfigur 6) zeigt uns einen breiten Trennungswulst, durch den die beiden Reihen von einander abgesetzt sind. Die zwischen den Reihen befindliche glatte Fläche geht schliesslich selbst allmählich in diese Wülste über.



Textfigur 6.
Uebersichtsbild des Querschnittes durch das Geruchsorgan eines Pristiurusembryos von 18 mm.
mf. = mediale Hautfalte. lf. = laterale Hautfalte. gs. = Geruchsblindsack. vh. = Vorderhirn.

Ein 23 mm langer Embryo zeigt uns die gleichen Verhältnisse noch mehr ausgeprägt. (Uebersichtsbild, Textfigur 7.)

Der Blindsack ist erheblich vergrössert, die Falten sind bedeutend höher geworden. Auch eine breite Zwischenfalte ist in dem Uebersichtsbild zu erkennen.



Textfigur 7.

Uebersichtsbild des Querschnittes durch das Geruchsorgan eines Pristiurusembryos von 23 mm. Erklärung der Buchstaben s. Textfigur 6.

Ein Pristiurusembryo von 25 mm Länge bestätigt diesen Befund, zeigt aber nichts wesentlich Neues.

Das mikroskopische Ergebnis bei allen Pristiurusstadien stimmt so genau mit dem bei Acanthias festgestellten überein, dass eine Beschreibung desselben zur Vermeidung von Wiederholungen hier unterbleiben kann.

II. Allgemeiner Teil.

Die Zeit der ersten Entstehung.

Ueber die Zeit der Entstehung des Geruchsorganes der Selachier liegen mehrfach Angaben vor. Alle Untersucher sind darüber einig, dass die erste Anlage ziemlich früh auftritt.

Ziegler fand bei Torpedo in einem Stadium von 2,6 mm noch keine Ektodermverdickung, konnte jedoch bei einem von 3 mm Länge die erste Differenzierung konstatieren. Dies trifft auch, wie oben gezeigt, für Acanthias zu. Bei diesem Selachier war ebenfalls bei einem Embryo von 3 mm Länge, dessen Neuroporus noch nicht geschlossen war, die erste Differenzierung nachzuweisen. (Fig. 1, Taf. XX.)

Mit der Angabe Balfours, der die erste Anlage der Sinnesplatte bei Scyllium und Pristiurus erst bei einem Stadium von 6,5 mm beobachtete, differiert mein Ergebnis bei Pristiurus. Ein Pristiurusembryo von 5 mm Länge zeigt

eine deutliche Verdickung des Sinnesepithels zu einer zwei- bis dreischichtigen Zellplatte, deren Einsenkung bereits einen Grad erreicht hat, der etwa dem bei dem Acanthiasembryo von 9 mm geschilderten entspricht. Die Zeit der ersten Epitheldifferenzierung bei Pristiurus ist demnach wahrscheinlich noch früher anzusetzen. Allerdings muss man sich bei derartigen Kontroversen stets vor Augen halten, dass der Gang der Entwicklung, wenn er auch bei den Tieren der gleichen Ordnung nach den gleichen allgemeinen Wachstumsprinzipien vor sich zu gehen pflegt, immerhin, ganz besonders in chronologischer Beziehung, individuelle Verschiedenheiten aufweist.

Bemerkenswert sind ferner die Angaben, die Milnes Marshall über die Beziehungen zwischen Riechepitheldifferenzierung und Linsenbildung macht. Er giebt an, dass das erste Auftreten von Sinnesepithel mit der ersten Anlage der Linse zeitlich zusammenfällt und schliesst daraus auf einen morphologischen Zusammenhang, der zwischen den beiden Bildungen bestehen soll. Bei dem Acanthiasstadium von 3 mm Länge, das ja die erste nachweisbare Differenzierung von Geruchsepithel zeigt, sind irgend welche Veränderungen an den Zellen der über der primären Augenblase befindlichen Ektodermpartie nicht nachzuweisen, und ferner zeigt erst der Pristiurusembryo von 5 mm Länge Verdickung und Einsenkung der Sinnesplatte zugleich mit deutlich ausgeprägter Linsenanlage.*)

Ueberblick über den Wachstumsverlauf.

Ich gebe im folgenden einen allgemeinen Ueberblick über die Art der Formgestaltung des Organes. Einer Besprechung der Entwicklung der Schneider'schen Falten ist am Ende der Arbeit ein eigener Abschnitt gewidmet.

Eine Einteilung der Formentstehung in zwei Hauptentwicklungsphasen ergiebt sich ganz von selbst, nämlich:

I. Die Entwicklung des Organes durch alleinige Wucherung der die Plakode zusammensetzenden Zellen.

*) Die Angabe Rabls, dass bei Pristiurus die Linsenanlage als eine solide ektodermale Verdickung sich in die Augenblase einsenkt, und erst sekundär durch Auseinanderweichen der Linsenelemente ein Hohlraum zustande kommt, bestätigt sich auch an meinem Material. Bei Acanthias kann man den gleichen Entwicklungsverlauf feststellen.

II. Die Beteiligung undifferenzierten ektodermalen Epithels an der Bildung des Organs.

I. Die Bildung des Organes durch alleinige Wucherung der Sinnesplatte.

Zwei flache, seitlich am Vorderkopfe gelegene Verdickungen des Ektoderms muss man als die ersten Anlagen der Riechorgane betrachten. (Fig. 1, Taf. XX.) Mit dem Neuroporus zeigen diese Plakoden keinen Zusammenhang; die Umschlagszellen bestehen aus undifferenziertem Epithel. Also auch bei Acanthias ist von einer zuerst monorhinen Anlage im Sinne Kupffers nicht die Rede.

Bei dem nächsten Stadium hat sich die Plakode zu einer zwei- bis dreischichtigen Zellplatte verdickt, die sich, besonders in ihren vorderen, oberen Partieen einzusenken beginnt. Auch in der deutlicheren Abgrenzung von der undifferenzierten ektodermalen Umgebung ist ein Fortschritt in der Entwicklung zu erkennen.

Weiterhin nimmt die Verdickung des Sinnesepithels und auch dessen Einsenkung noch zu. (Fig. 2, Taf. XX.) In spitzem Winkel ragt dieses an der Stelle der hochgradigsten Verdickung ins Mesodermgewebe vor. Aber auch hier beteiligt sich noch nicht die ganze Plakode an der Einsenkung, vielmehr ist die vordere mediale Grenze des Riechepithels weit vorgeschoben. (Fig. 3, Taf. XX.) Die dort befindliche, die Grube absetzende Aufwulstung ist von differenzierten Elementen zusammengesetzt. (Fig. 2, Taf. XX.)

Die Einsenkung des Sinnesepithels wird in den nächsten Stadien immer tiefer. Zu der eben erwähnten ventralen Aufwulstung gesellt sich infolge der fortschreitenden Vertiefung auch eine dorsal gelegene. (Fig. 4 Taf. XX.)

Es kommt bald zur Bildung eines tiefen Blindsacks mit steil abfallenden Wänden. Jetzt erst tritt bei den Selachiern die Spaltung des Ektoderms in Sinnesschicht und Deckschicht auf. (Fig. 5, Taf. XX.)

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nimmt die Vertiefung infolge der energischen Flächenvergrösserung der Sinneswand zu. (Fig. 6 und 7, Taf. XX. Textfigur 3.) Das Organ bildet schliesslich einen tief zwischen Ektoderm und Vorderhirn eingesenkten Blindsack, dessen Eingang durch zwei vorspringende

Hautwülste, einen grösseren medialen und einen geringer ausgebildeten lateralen zwerchsackförmig eingeengt wird. Für das Verständnis des Wachstumsvorganges ist die Thatsache besonders von Bedeutung, dass die inneren Blätter dieser Falten sich aus Sinnesepithelzellen zusammensetzen. Daraus kann man auf die Art der Bildung dieser Wülste schliessen. Sie sind nicht durch selbständiges, aktives Wachstum, sondern lediglich infolge der fortwährend zunehmenden Vertiefung und Erweiterung des Organes zustandegekommen.

Aus der speziellen Betrachtung dieser Stadien geht hervor, dass das Riechorgan der Selachier in seinen Anfängen als eine Bildung anzusehen ist, die nur dem selbständigen, im Verhältnis zur epidermoidalen Umgebung beschleunigten Wachstume einer früh vom übrigen Ektoderm differenzierten Zellgruppe ihre Entstehung verdankt. Die Einsenkung und schliessliche Vertiefung zu einem Blindsacke ist ausschliesslich zurückzuführen auf die intensive Flächenvergrösserung, die durch lebhafte Proliferation innerhalb der Plakode herbeigeführt wird.

Von Interesse dürften ferner die Lageveränderungen sein, die im Verlaufe des soeben geschilderten Wachstumes am Geruchsorgane der Selachier vor sich gehen, da besonders bei diesen Fischen durch das Auswachsen zum Rostrum starke Verschiebungen der verschiedenen Organe des Kopfes zustandekommen.

Während bei dem Acanthias von 3 mm Länge die Plakode sehr nahe am Neuroporus liegt und im wesentlichen nach vorn und nur in geringem Maasse seitwärts schaut, rückt sie besonders auch infolge des verstärkten, eine seitliche Ausdehnung dieser Kopfteile herbeiführenden Wachstums immer mehr und mehr ventral. Schon bei dem ersten Modelle von dem Riechorgane eines 14 mm langen Acanthiasembryos ist dies ersichtlich. Das Stadium von 25 mm zeigt bereits einen dorsalwärts sich einsenkenden Blindsack, dessen Oeffnung nach der Bauchseite zu gerichtet ist. Diese Lagerung an der Unterseite des Kopfes behält das Organ stets bei.

II. Die **Beteiligung undifferenzierten ektodermalen Epithels an der Bildung des Organes.**

Das modellierte Acanthiasstadium von 27 mm Länge zeigte an der im Wachstume weiter vorgeschrittenen, vorderen Falte eine wenn auch geringe, so doch deutliche aus zweischichtigem Ektoderm sich zusammensetzende Aufwulstung. (Fig. 7, Taf. XX.) Diese stellt den ersten Anfang einer Beteiligung von nicht spezifischen Ektodermelementen an der Formbildung des Riechorganes dar.

In dem folgenden Stadium 8 von 47 mm Länge (Fig. 8, Taf.) ist der Blindsack allseitig erweitert und vertieft, besonders in seinen mittleren Partien. Der Eingang in das Organ wird von zwei Hautfalten überdeckt, die durch epidermoidale Wucherung entstanden sind; denn beide Blätter dieser Falten, das äussere sowie das innere, bestehen aus zweigeschichtetem undifferenziertem Ektoderm. Auffällig ist an der histologischen Zusammensetzung der Wand des Blindsackes, dass gewisse Partieen, die in ihren ersten Anlagen aus Sinneselementen bestanden, jetzt nicht specifisches Epithel aufweisen. Das gilt von der faltenfreien Aussenwand des Organs (Fig. 9, Taf. XX). Wenn auch in diese schon durch das fortschreitende Wachstum der eben erwähnten Hautfalten undifferenziertes Ektoderm übergeht, so bleibt doch, besonders in den tief eingesenkten Teilen, eine Partie der Innenwand übrig, die im Stadium 7 noch aus Sinneszellen bestand, hier sich jedoch in ihrer Zusammensetzung dem Charakter des zweischichtigen Ektoderms nähert. Die Fixierung gestattet es leider nicht, über die Art dieser Umwandlungsvorgänge etwas Sicheres zu eruieren.

Die Entstehung der Schneider'schen Falten.

Die Schneider'schen Falten sind hohe Schleimhauterhebungen, die, in zwei Reihen angeordnet, an der Innenwand des Geruchsblindsackes entstehen und eine gewaltige Vergrösserung der Sinnesfläche bilden.

Ihre ersten Anfänge fanden sich im Stadium 5 von 25 mm Länge. (Fig. 5, Tafel XX.) Hier deuteten nur mehrere scharfe Einkerbungen der dem Lumen des Geruchsblindsackes zugewandten Fläche der Basalwand auf eine beginnende Faltenbildung hin.

Im Stadium 6 von 27 mm Länge (Fig. 6, Tafel XX) waren schon deutliche Aufwulstungen des Sinnesepithels zu erkennen. Diese nahmen den dem äusseren Eingange gegenüberliegenden Teil der Innenwand ein. In der Richtung der längeren Diagonale des Rhombus, der als Grundform für die Basalwand angenommen werden konnte, zog sich ihre Region hin. Die stärkste Ausbildung zeigten hier die lateralen Falten, medianwärts wurden sie immer niedriger und weniger ausgedehnt. Mit dem Mesodermgewebe, dem sie aufgelagert, zeigten sie noch keinerlei Zusammenhang.

Bei dem nächsten Stadium war der Beginn der Einwanderung von Bindegewebselementen in die den Falten auf der Mesodermseite entsprechenden Rinnen festzustellen. Auch die erste Anlage einer zweiten Faltenreihe, bestehend aus drei niedrigen Erhebungen, die sich an dem medialen Firste des Blindsackes bildeten, war hier bemerkenswert. (Textfigur 2.)

Weiterhin fand man bei dem Acanthiasembryo 8 von 47 mm Länge beide Faltenreihen in hoher Ausbildung. Die eine, die der zuerst gebildeten entsprach, erhob sich von dem unteren Teile der Innenwand (Fig. 8, Tafel XX), die andere nahm in einem nach unten konkaven Bogen den oberen ein. Die in der Mitte befindlichen Falten waren am höchsten, nach den Seiten zu wurden sie immer niedriger, so dass die Faltenhöhen sich zwischen den Grenzwerten 300 und 550 μ bewegten.

Bei dem ältesten der zur Verfügung stehenden Stadien von 17 cm Länge zeigten die Falten bereits sekundäre Aufwulstungen, die zur weiteren Vergrösserung der Sinnesfläche beitrugen. (Textfigur 4.)

Für die Entstehung dieser Falten kann man zunächst an eine ausstülpende Wirkung denken, die das Mesodermgewebe auf das Sinnesepithel ausübt. Dafür scheint zu sprechen, dass die Mesodermkerne, besonders zwischen der Basalwand der Geruchsgrube und der Vorderhirnwand, sehr zahlreich sind und dichter zusammenliegen. Indes bei dem Geruchsorgane des ersten 27 mm langen Acanthiasembryos bestehen, wie schon oben erwähnt, keinerlei Beziehungen zwischen den Faltenanlagen und dem Mesenchymgewebe und erst auf der nächsten Entwicklungsstufe sieht man Bindegewebszellen in die den Erhebungen auf der Mesodermseite entsprechenden

Rinnen einwachsen. Hieraus ist zu folgern, dass die Falten unabhängig vom Mesoderm entstehen und die scheinbare Vermehrung der Bindegewebszellen nur auf den Druck schliessen lässt, den das rasch einwachsende Organ auf das umgebende Zwischengewebe überhaupt und besonders auf diesen Teil desselben ausübt.

Man wird deshalb die Entstehung der Falten lediglich auf Wachstumsvorgänge innerhalb des Sinnesepithels zurückführen müssen. Hier kommen nun zwei Möglichkeiten in betracht. Man kann zunächst daran denken, dass sich der Erweiterung des Blindsackes, die durch intensives gleichmässiges Wachstum der Sinneswand unaufhörlich zunimmt, schliesslich Widerstände von seiten des umgebenden Mesodermgewebes entgegenstellen, welche das seine Fläche energisch vergrössernde Sinnesepithel zur Faltenbildung zwängen. Dagegen spricht jedoch die Beschränkung der ersten Faltenanlagen auf eine bestimmte Region der Wand des Blindsackes. Es wäre unerklärlich, weshalb die Widerstände des Mesoderms gerade auf diese Partie wirken sollten und auf den anderen grösseren Teil der Sinnesplatte nicht. Es bleibt demnach nur noch eine Erklärungsmöglichkeit übrig. Die strenge Lokalisation der Faltenanlagen macht es am wahrscheinlichsten, dass selbständige Wucherungen innerhalb der Wand der Sinnesgrube zur Faltenbildung führen. Dies tritt weiterhin noch ganz besonders hervor bei der Entstehung der zweiten Reihe, die sich völlig getrennt von der ersten, ebenfalls scharf lokalisiert, entwickelt. Zwischen den beiden Faltenreihen bleibt bei sämtlichen untersuchten Stadien eine halbmondförmige Zone der Innenwand des Sinnesgrübchens glatt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Das Geruchsorgan der Selachier wird vor der Spaltung des Ektoderms in Sinnesschicht und Deckschicht angelegt.
2. Schon die erste Anlage ist amphirhin. Mit dem Neuroporus besteht kein Zusammenhang.
3. Für das Wachstum des Organes sind zwei Prozesse maassgebend:

A. Die selbständige Bildung des Geruchsblindsackes durch alleinige Proliferation der die erste Plakode zusammensetzenden Zellen.

B. Die Beteiligung ektodermalen Epithels an der Bildung des Geruchsorganes.

4. Ein Teil der ursprünglich als Sinnesepithel angelegten Sinneswand, die faltenfreie Aussenwand des Blindsackes, nimmt durch Umwandlungsvorgänge den Charakter undifferenzierten Ektoderms an.

5. Eine aktive Beteiligung des Mesoderms an der Entstehung der Schneider'schen Falten ist bei dem untersuchten Material nicht nachzuweisen; sie scheinen sich vielmehr durch selbständige, lokalisierte Wachstumsvorgänge im Sinnesepithel zu bilden.

Breslau, Dezember 1901.

Literaturverzeichnis.

1. Balfour, F. M.: A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
2. Beard: Morphological Studies IV.
The Nose and Jacobson's Organ. Zool. Jahrb. III. 1889.
3. C. K. Hoffmann: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii Morphol. Jahrb. XXIV. 1896.
4. Holm: Some Notes on the olfactory Organ of Torpedo. Anatom. Anz. X. 1895.
5. Kupffer: Ueber Monorhinie und Amphirhinie.
Sitzungsber. der kgl. bayr. Akad. d. Wiss. zu München. 1894.
6. Milnes Marshall: The Morphology of the Vertebrate olfactory Organ. Quart. Journ. of micr. Science. New. Ser., Vol. 19. 1879.
7. H. E. und Fr. Ziegler: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. 39, 1892.

Verzeichnis der Figuren auf Tafel X.

Fig. 1. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Acanthiasembryos von 3 mm Länge. (100fache Vergrösserung.) Stad. 1.

Fig. 2. Querschnitt durch das r. Geruchsorgan des Stad. 3. (50fache Vergrösserung.)

Fig. 3. Modell des Geruchsorganes des Stad. 3. (Maasstab: 30fache Vergrösserung.)

Fig. 4. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Pristiurusembryos von 10 mm Länge. Stadium 4. (100fache Vergrösserung.)

Fig. 5. Querschnitt durch den r. Geruchsblindsack des Stad. 5. (80fache Vergrösserung.)
Fig. 6. Querschnitt durch den r. Geruchsblindsack des Stad. 6. (50fache Vergrösserung.)
Fig. 7. Modell des r. Geruchsblindsackes des Stad. 6. (40-fache Vergrösserung.)
Fig. 8. Querschnitt durch den Geruchsblindsack eines Acanthiasembryos v. Stadium 8. (50fache Vergrösserung.)
Fig. 9. Stück eines Querschnittes durch den Geruchsblindsack vom Stad. 8. (100fache Vergrösserung).

Buchstabenerklärung.

Au. = Auge.
auw. = Aussenwand des Blindsackes.
dw. = dorsaler Wulst.
ek. = Ektoderm.
ekb. = Einkerbungen.
gek. = zweischichtiges Ektoderm.
gr. = Geruchsgrübchen.
gp. = Geruchsplatte.
gs. = Geruchssack.
kh. = Kopfhöhle.
kn. = Knorpelkapsel.
LA. = Lorenzinische Ampullen.
lf. = laterale Hautfalte.
lw. = lateraler Wulst.
mf. = mediale Hautfalte.
n. = Neuroporus.
rn. = Riechnerv.
sekf. = sekundäre Falten.
sf. = Schneider'sche Falten.
vh. = Vorderhirn.
vw. = ventraler Wulst.

Aus dem anatomischen Institute der Universität Freiburg i. B.

Zur Frage des Urmundschlusses bei R. fusca.

Von
Dr. med. **Max Moszkowski.**

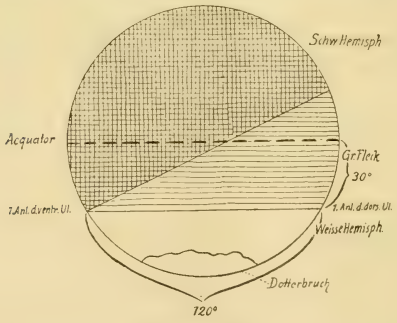
Hierzu 4 Schemata und eine Textfigur.

In seiner Arbeit: „Ueber die Notwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo“ (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 55, Heft 2), hat O. Schultze darauf hingewiesen, dass in hochgradiger Zwangslage gehaltene Eier unter der Erscheinung des Dotterbruches zu Grunde gingen. Unter der Bezeichnung „Dotterbruch“ versteht Schultze einen Durchbruch der weissen Substanz zwischen Ei und Dotterhaut. Ich habe an anderer Stelle den Mechanismus dieses Dotterbruches ausführlich besprochen (l. c. Arch. f. mikr. An., Bd. 60, H. 1). Ich möchte hier nur darauf hinweisen, dass es nicht angängig ist, wie es O. Schultze thut, aus dem Auftreten des Dotterbruches direkt auf den Grad der Zwangslage zu schliessen. Ich habe Dotterbruch sowohl bei Eiern die in absoluter Zwangslage waren, gesehen als auch bei solchen, die sich noch mehr oder minder langsam in ihren Hüllen drehen konnten, also nur in unvollkommener Zwangslage waren. Es hängt dies offenbar mit der bei den einzelnen Eiern individuell mehr oder weniger grossen Widerstandsfähigkeit der Eirinde zusammen. Ich habe ferner schon an anderer Stelle (Arch. f. m. An.) gesagt, dass ich den Dotterbruch nur als den ersten Grad eines Extraovates ansehe, und dass ich verschiedentlich Gelegenheit gehabt habe, zu beobachten, wie sich aus einem Dotterbruch ein regelrechtes Extraovat entwickelte. Nun ist natürlich der Dotterbruch an sich noch weniger ein letales Ereignis für das Ei als das Auftreten eines Extraovates. So habe ich denn in der That auch verschiedentlich Eier mit Dotterbruch sich weiter entwickeln sehen. Da der Dotterbruch mit dem Rest der weissen Hemisphäre in continuierlichem, breiten Zusammenhange bleibt, so konnte ich ihn auch bei einigen Eiern als natürliche Lokalisationsmarke benutzen, um die „Wanderung“ des Urmunds zu studieren.

Nun war in der ersten Hälfte der diesjährigen Laichperiode das Material infolge der grossen Kälte, die im Winter

1900/1901 bis tief in das Frühjahr bei uns herrschte, sehr knapp, und nachher war ich mit anderen Untersuchungen und Versuchen vollauf in Anspruch genommen. Aus diesem Grunde verfüge ich nur über zwei gut beobachtete Fälle, sodass ich keinen Anspruch darauf erheben kann, die Frage erschöpfend behandelt zu haben. Immerhin scheinen mir diese beiden Fälle wegen der absoluten Gleichartigkeit des Verlaufes sowie der Eigenartigkeit der aus ihnen entstandenen Missbildungen doch des allgemeinen Interesses würdig zu sein. Ich gebe hier einen Auszug aus dem Protokoll des ersten Falles. Der zweite verlief, wie schon gesagt, absolut gleichartig.

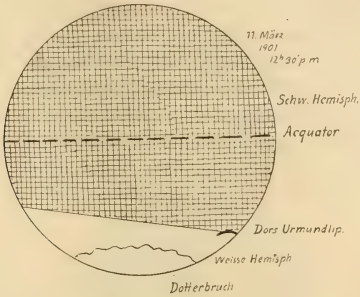
Am 9. März 1901, 11 Uhr vormittags wurde Platte II mit 15 Eiern beschickt, zwei Minuten in Samenwasser gelegt und dann in eine mit der Wasserwage horizontal gestellte feuchte Kammer gebracht. Da die Temperatur in dem Arbeitsraume nur 11 Grad betrug, so trat die erste Furche erst nach sieben Stunden auf. In der Nacht ging die Temperatur noch um einige Grade zurück, so dass die Urmundbildung erst 40 Stunden nach der Befruchtung begann, also erst am 11., morgens. Von den Eiern der Platte II hatten zwei trotz bestehendem Dotterbruch den Rusconischen After gebildet. (Schema 1 stellt das Aussehen des Eies vor Auftreten der ersten Furche dar. Der Dotterbruch nahm bei dem



Schema 1.

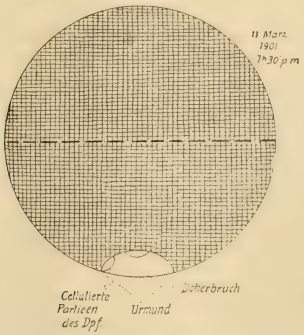
einen Ei ungefähr die Hälfte, bei dem anderen $^1/_{16}$ der weissen Hemisphäre ein. Bei beiden Eiern lag um 12.30 der afficierte Bezirk zwischen den Schenkeln des halbmondförmigen Urmundes (Schema 2). Abends 7.30 ist bei beiden Eiern der Urmund

kreisförmig geworden. Der kleinere Dotterbruch ist von aussen nicht mehr sichtbar, also offenbar ins Innere des Eies verlagert



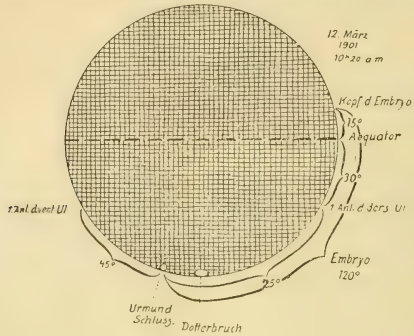
Schema 2.

worden. Dieses Ei, das übrigens im Laufe des Tages abstarb, interessiert uns hier weiter nicht. Um so mehr beansprucht das andere unser Interesse. Der Dotterbruch dieses Eies hatte, wie gesagt, ca. die Hälfte der weissen Hemisphäre eingenommen. Der Rest der weissen Hemisphäre war in Zellen zerlegt worden. Um die angegebene Zeit nun (7.30) war die cellulierte Partie bis auf geringe Reste ins Innere des Eies aufgenommen worden, ebenso ein grosser Teil des Dotterbruches. Der Urmund ist kreisförmig; der Dotterpfropf besteht natürlich fast nur aus Dotterdurchbruchsmasse, nur peripher finden sich an der der ventralen



Schema 3

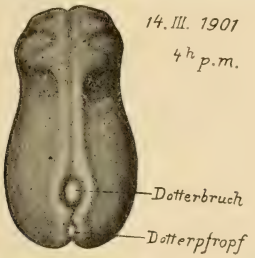
Urmundlippe zugekehrten Seite zwei von einander getrennte, kleine Stellen, die celluliert sind. Auf Schema 3 sind diese Verhältnisse dargestellt (sämtliche Schemata sind nach Skizzen gemacht, die während der Beobachtung des Falles angefertigt wurden). Am nächsten Tage konstatierte ich, dass nunmehr zwei Oeffnungen vorhanden waren, eine grössere, die genau am tiefsten Punkte des Eies, und eine kleinere, die ca. 10 Grad weiter kaudalwärts lag, wie das Schema 4 zeigt. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich annehme, dass die kleinere, untere



Schema 4.

Oeffnung demjenigen Gebilde entspricht, das wir normaler Weise als Urmund bezeichnen; die grössere, obere aber einen pathologischer Weise nicht überwachsenen Teil der weissen Hemisphäre darstellt, in welchem ein Teil des Dotterbruches zu Tage tritt. Diese Annahme wird zur Gewissheit, wenn man die Figur betrachtet, die wie ich vorwegnehmen will, den Embryo darstellt, der sich aus diesem Ei entwickelte. Hier sieht man, dass die kleinere Oeffnung in der That der Urmund ist, während die grössere eine Spina bifida (Hertwig) bildet. Nach dieser Annahme hat also die dorsale Blastoporuslippe sich um ungefähr 70 bis 80 Grad über die weisse Hemisphäre herübergeschoben. Das Ei hatte sich nicht gedreht, was daraus hervorgeht, dass der Dotterbruch unverrückt der tiefsten Stelle des Eies entsprach. Am nächsten Tage (d. 13.) konnte ich keine weiteren Veränderungen an dem Ei wahrnehmen. Am 14. glaubte ich eigentlich schon, dass das Ei abgestorben wäre, versah es aber zur Vorsicht mit Wasser.

Noch keine Viertelstunde später drehte sich der Embryo, den ich bis dahin wegen der Dicke der Glasplatte und der durch die starke Schrumpfung undurchsichtig gewordenen Hüllen ganz übersehen hatte, nach oben. Er war im allgemeinen wohlgebildet, nur schob sich im hinteren Viertel des sonst geschlossenen Medullarrohres eine weisse, uncellulierte Masse zwischen die beiden Medullarwülste, wie es auf der Figur dargestellt ist. Dahinter schlossen sich die Medullarwülste wieder auf eine kurze Strecke, dann erblickte man einen für dieses Stadium immerhin noch ziemlich bedeutenden uncellulierten Dotterpfropf. Ein zweites



Ei lieferte, wie schon gesagt, ein ganz analoges Entwicklungsbild. Ich bin mir wohl bewusst, dass diese zwei Beobachtungen nicht genügen um ein abschliessendes Urteil zu ermöglichen. Doch glaube ich, dass man viererlei aus ihnen entnehmen kann:

1. Nicht celluliertes Material bildet offenbar ein Hindernis für die Ueberwachsung von Seiten der schwarzen Hemisphäre. (Auch bei Eiern, deren weisse Hemisphäre infolge von Centrifugieren der sich entwickelnden Eier nicht in Zellen zerlegt wurde, hat Herwig (Arch. f. m. An., Bd. 53.) ähnliche Entwicklungshemmungen beobachten können).

2. Wir sehen, dass in Schema 3 ein einheitlicher Dotterpfropf aus uncellulierter weisser Substanz vorhanden ist. Dieser Dotterpfropf ist am folgenden Tage durch eine Brücke dunkel pigmentierter Zellen in zwei Teile geteilt, von denen der eine, nach der ventralen Urmundlippe zu gelegene, den eigentlichen Dotterpfropf darstellt, während der andere eine pathologische Continuitätsunterbrechung des Ektoderms bildet. Diese Brücke dunkel pigmentierter Zellen kann nicht anders entstanden sein, als dass die seitlichen Urmundränder von beiden Seiten her

über den Dotterpfropf herübergewachsen sind, die ursprünglich am tiefsten Punkt des Eies gelegene Stelle desselben ihnen aber ein unüberschreitbares Hindernis entgegengestellt hat. Wir werden daraus schliessen müssen, dass mindestens im hinteren Teile der Embryonalanlage eine Concrecsenz oder vielmehr Connascenz der seitlichen Urmundränder stattfindet. (Vergl. auch O. Hertwig, Urmund und Spina bifida, Arch. f. m. An., Bd. 39, 1892.)

3. Die von allen Seiten her stattfindende Verlagerung von Teilen des Dotterbruches ins Innere der Gastrula spricht dafür, dass auch die ventrale Urmundlippe sich über den Dotter verschiebt, wie das auch von Kopsch, H. V. Wilson und anderen angegeben wird.

4. Die Bewegung der dorsalen Blastoporuslippe beträgt, wie wir sahen, 70—80 Grad (Kopsch, Morgan, H. V. Wilson geben die gleiche Zahl an). Die Bogenlänge der weissen Hemisphäre ist bei R. fusca ca. 120 Grad; ebenso lang ungefähr ist die erste Anlage der Medullarplatte. Da also die Bewegung der dorsalen Lippe im Mittel 75 Grad beträgt, so ergibt sich für die ventrale Lippe eine Bewegung von ca. 45 Grad. Nun entspricht aber die Stelle des Urmundschlusses dem Schwanze des Embryo; es folgt daraus, dass der Kopf um etwa 45 Grad nördlicher liegen muss, als die Stelle, an welcher sich die erste Urmundanlage bildet. (Vergl. auch: H. V. Wilson, Closure of the blastopore in the normally placed Frog Egg, An. Anz., Bd. 20, Nr. 5 u. 6. Derselbe kommt zu ähnlichen Resultaten, indem er beobachtete, welchen Weg die dorsale Blastoporuslippe bereits zurückgelegt hat, wenn die ventrale auftritt). Diese erste Urmundanlage entsteht, nach meinen Beobachtungen, an der Stelle, wo das graue Feld — dasselbe gehört, wie ich gezeigt habe, zur schwarzen, nicht zur weissen Hemisphäre — an die weisse Hemisphäre grenzt, also ca. 30 Grad unterhalb des Aequators. Es stimmt diese Zahl annähernd mit den Beobachtungen von Kopsch überein, der den Urmund (Beitr. zur Gastr. am Axolotl u. Froschei, Verh. d. An. Ges. zu Basel 1895) etwa 25 Grad unterhalb des Aequators entstehen lässt. Auch Morgan und Umé Tsuda geben dieselben Werte an (Quat. Journ. of micr. Sc., Vol. 35, Nr. 5). Die Kopfanlage liegt, wie wir sahen, um 45 Grad nördlicher als diese Stelle, mithin etwa 15 Grad oberhalb des Aequators, falls wir nicht etwa, was aber bis jetzt noch

nirgends behauptet worden ist, annehmen, dass die Embryonalanlage schon in sich wächst, bevor sie äusserlich sichtbar wird. Ist das der Fall, so liegt die erste Anlage des Kopfes natürlich entsprechend südlicher. Wenn wir uns jedoch der allgemein giltigen Ansicht anschliessen, so finden wir, dass die Kopfanlage unpaar ist und in den Bereich des grauen Feldes fällt, in welchem wir auch, wie es O. Schultze gezeigt hat (Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie in der Entwicklung des Froscheies, Arch. f. m. An., Bd. 55, Heft 2, 1900) auf dem Morulastadium die kleinsten Zellen, also wohl den reinsten Bildungsdotter finden. Durch Vergleich der Schemata 1 u. 4 ergibt sich dieses Resultat ohne Weiteres. Aehnlich liegen die Verhältnisse ja auch bei den Selachiern, Teleostiern und Amnioten. Die Kopfanlage liegt auch bei diesen vor der Stelle, an welcher die erste Anlage der Primitivrinne auftritt, die wir wohl mit der dorsalen Blastoporuslippe homologisieren dürfen resp. vor dem Umschlagsrand der Keimhaut. (Kopsch, Eycleshymer, Assheton u. a.)

Freiburg i. B., November 1901.

Aus dem path.-anat. Institut in Wien.

Zur Histologie der Nebenniere des Menschen.

Von

Dr. **J. Plecnik.**

Hierzu 3 Abbildungen im Text.

Fast alle Autoren, die über den Bau der Nebennieren, sei es beim Menschen, sei es beim Tiere, berichten, erwähnen die eigentümlichen Körner in der Nebennierenrinde, die einige als Fett, andere als etwas vom Fett verschiedenes auffassen. Ueber das zeitliche Auftreten derselben dagegen sind nur spärliche Berichte vorhanden.

Die präzisesten Angaben macht diesbezüglich v. Brunn (Ein Beitrag zur Kenntnis des fein. B. d. Nebenniere, Arch. f. mikr. Anat. 1872), indem er schreibt: „dass die Annahme einer Differenzierung in Rinde und Mark durch Ansammlung von Fettkörnchen in den peripherisch gelegenen Zellen dadurch an Boden verliert, dass man in den Nebennieren älterer Embryonen, wo die Substanzen scharf von einander getrennt sind, wie im erwachsenen Tiere, noch keine mit Körnchen erfüllte Zellen findet.

E. O. Hultgreen u. O. A. Andersson (Studien zur Phys. u. Anat. d. Nebenn., Leipzig., Veit u. Comp., 1899) fanden bei 4,5 cm langen Kaninchenembryonen in den Nebennierenrindenzellen Körner; diese seien aber bedeutend spärlicher als beim neugeborenen Tiere.

Ich untersuchte Nebennieren menschlicher Embryonen auf den Gehalt an Rindenkörnern; über die Befunde will ich in Kürze berichten. Bei diesen Untersuchungen ergaben sich noch anderweitige Befunde, welche ich anschliessend mitteilen will.

Fixiert wurden die Organe in Müller's Flüssigkeit, in Altmann's Gemisch, Sublimat. Eingebettet wurden sie durch Petroläther in Paraffin. Petroläther eignet sich, nebst Chloroform, zur Einbettung der in Altmann's Gemisch fixierten und osmierten Stückchen am besten, da ich durch später zu berichtende Versuche fand, dass

Petroläther (oder Chloroform) das schwächste Extractionsmittel für die osmierten Rindenkörner bildet. Zum geringen Teile wurden die Organe auch in Celloidin eingebettet und geschnitten.

Als jüngstes Stadium stand mir ein 5 cm langer menschlicher Embryo zur Verfügung. Ich fand da die Rindenkörner ziemlich gleichmässig reichlich auf alle Rindenzellen verteilt. Ihre Menge ist geringer als beim Erwachsenen, sie sind auch kleiner als man sie im Durchschnitt beim Erwachsenen findet und variieren untereinander an Grösse ganz unbedeutend: sie haben einen scharfen Contour, eine runde Form und machen im Ganzen (an nach Altmann fixierten Paraffinpräparaten) den Eindruck solider, tiefschwarzer Kügelchen. Sie liegen stets in der äussersten Plasmazone der Zellen; in den Gefässen und Endothelien fand ich in diesem Stadium keine Rindenkörner.

Obwohl man schon bei 5—7 cm langen Embryonen eine Differenzierung in der Nebennierenrinde sieht, insofern die peripherstен Schichten derselben kleinere Zellen gegenüber den mehr zentralen besitzen und sich auch die Kerne derselben stärker tingieren, so tritt doch eine endgültige Differenzierung erst mit 10 und 12 cm auf. Einerseits findet man bei 12 cm langen Embryonen schon einzelne chromaffine Markzellen, anderseits ist jene Verdichtung der peripherstен Rindenschichte, welche der Stelle der späteren Glomerulosa entspricht, ausgeprägter und die mehr oder weniger reihenweise Anordnung der Zellen in dieser Schichte bereits auffallend.

Markzellenhaufen (Wiesel's Markballen*) findet man in diesem Stadium noch in allen Höhen der Rinde; es scheint die letzte Formierung des Markes erst nach dem dritten Embryonalmonate stattzufinden. Die grosse Aehnlichkeit zwischen einwandernden Markzellen und den peripheren Rindenzellen ist auffallend; ihre Plasmaarmut und tiefere Kerntinction machen sie im Müllerpräparat untereinander täuschend ähnlich. In nach Altmann fixierten Präparaten findet sich jedoch der völlige Mangel an osmierten Körnchen in den Markzellen im Gegensatz zu dem nicht geringen Körnerreichtum in den Rindenzellen. Dieser

*) Anm. Wiesel: Ueber d. Entw. d. Nebenniere d. Schweines. Anatom. Hefte, H. 50.

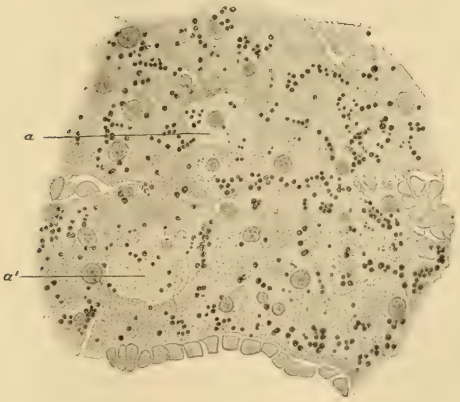
Körnerreichtum ist im Stadium von 12—15 cm Länge viel grösser geworden als er vorher war, und es tritt zugleich im allgemeinen eine Verschiebung desselben ein und zwar so, dass die peripheren Rindenzellen an Körnern reicher werden; die Lage der Körner in der Zelle bleibt aber ungeändert, indem sie stets an der äussersten Plasmaperipherie liegen. Sie sind grösser als in den früheren Stadien, und zwar liegen die grössten in den peripheren Schichten. Sie sind stets ganz rund, scharf begrenzt und solid; Lücken oder ähnliche Bildungen in ihnen kommen nicht vor. Stossen zwei oder mehrere dieser rindenkörnerführenden Zellen zusammen (Parenchymkörper im Sinne älterer Autoren) so findet man im allgemeinen, dass die Berührungsflächen der Zellen keine Rindenkörner zeigen, sondern dass diese nur an den, den Gefässen zugewendeten Teile der Zellen vorkommen; die Kerne liegen näher den Berührungsflächen.

Am reinsten ist der eben beschriebene Typus an den Nebennierenrinden erwachsener Kaninchen zu treffen.

Die mehr central gelegenen Rindenzellen (als Centrum die grossen Gefässe mit den sie umlagernden Markzellen aufgefasst) sind, wie erwähnt, grösser als die peripheren, unregelmässiger angeordnet und körnerärmer; die Körner sind auch kleiner. Um so auffallender ist deswegen das Vorkommen von besonders grossen in Quer- und Flachschnitten runder, sternförmiger oder plump-spindelig erscheinender Zellen in der centralen Rindenschichte, die auffallend viele, grosse, immer ganz runde, osmierte Körner führen. Diese Zellen liegen entweder unmittelbar an den centralen Gefässen, falls um diese keine Markzellen vorkommen, oder bilden die Grenze zwischen Mark und Rinde; diese Grenze ist aber nicht eine von den besprochenen Zellen gebildete zusammenhängende Linie, da die betreffenden Zellen einzeln liegen und nicht untereinander zusammenhängen. Manchmal findet man ausser diesen Zellen am entsprechenden Ort grobe, runde, osmierte Klumpen liegen, offenbar durch Zusammenfluss der erwähnten groben Körner entstanden. In entsprechenden, nicht osmierten Präparaten sieht man die Negative dieser Bilder: grosse einfache, oder mehr weniger fein septierte Räume, wobei die Septa im Centrum zusammenfliessen, in welchem man, wenn auch nicht immer, ein rundes, scharf begrenztes Gebilde sieht, das eine verwischte Kernfärbung zeigt und zweifellos der

veränderte Kern ist. Im späteren embryonalen Stadium (15 cm und mehr) liegen die Verhältnisse ganz analog, der Körnerreichtum in der Rinde hat zugenommen, ebenso die Zahl der centralen, grobe Körner führenden, grossen Zellen, die von den centralen Gefässen entsprechend der Mächtigkeit des Marklagers abgerückt sind.

Fasst man bei Embryonen dieses Alters die mittleren Partien der Rinde ins Auge, so findet man als einen ganz auffallenden Befund — bei mit Altmanns Gemisch fixierten mit Haemalaun oder Vesuvin nachgefärbten Präparaten — in dieser Schichte Zellen, die durch ihr helles Aussehen gegen die Nachbarschaft abstechen. Sie sind (vergleiche Fig. 1 ein nach Altmann fixiertes und mit Vesuvin nachgefärbtes Präparat einer Nebennierenrinde eines 20 cm langen Embryos) von der Grösse der Nachbarzellen, eher etwas grösser als kleiner — und haben ein lockeres, körniges Plasma und einen sich schwach färbenden



Figur 1.

Kern, manchmal von der Grösse der Zellkerne der Umgebung, im überwiegendem Maasse aber ist der Kern klein, wie atrophisch, oder fehlt ganz. (In Fig. 1 a^1.). Färbt man entsprechende Präparate nach Altmann mit Fuchsin, so findet man die anderen Kerne homogen und gelblich; diese Kerne aber enthalten radiär angeordnete Structuren. Die osmierten Körner liegen in diesen

Zellen ganz unregelmässig im Plasma, nicht an der Peripherie, sie sind auffallend klein und zumeist nicht so tiefschwarz wie die der übrigen Zellen. Im Ganzen haben diese Zellen eine rundliche Form. Ganz analoge Zellen findet man vereinzelt stets, oft sogar in grösserer Häufigkeit in der analogen Schichte der Nebennierenrinde erwachsener Kaninchen. Findet man bei menschlichen Embryonen dieses Alters (bis zum ausgetragenen Neugeborenen) diese Zellen ohne Kerne, aber mit osmierten Körnern, so kann man an ihrer zelligen Natur nicht zweifeln; findet man sie jedoch ohne Kerne und ohne osmierten Inhalt, bloss aus lockerem Plasma in Bruchstücken bestehend, so ist man kaum imstande, sie von den in der Nähe vorhandenen, endothellosen Lücken oder Räumen zu unterscheiden, die keine Blutkörperchen enthalten: solcher Lücken gibt es nun viele, Lücken, deren Wand scheinbar nur von Rindenzellen gebildet wird. Ob und in welchem Zusammenhang diese Lücken und jene hellen Zellen stehen, ist nicht auffindbar.

Diese Verhältnisse gelten für die gesamte, spätere embryonale Periode: die inneren Rindenschichten bleiben stets körnerärmer, als die äusseren und letztere führen auch viel grössere Körner als jene; die Mark-Rindengrenze wird stets durch die erwähnten, grossen, körnerhaltigen Zellen markiert. Ein Unterschied in der Körnermenge der Nebenniere eines todgeborenen Neugeboren und eines einige Tage alten Kindes ist nicht wahrzunehmen. Ebensowenig ändern sich die Verhältnisse in der Zeit der postembryonalen Entwicklung wesentlich. Nur bezüglich der Menge der Rindenkörner ist zu bemerken, dass das relative Maximum der letzteren in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres erreicht wird, welches aber von nun an allerdings unerklärlichen Schwankungen unterliegt.

Nach Henle (Zeitschrift für rationelle Medizin 1865 und Handbuch der Eingeweidelehre) kommt eine Zunahme des Rindenkörnergehaltes beim Menschen mit zunehmendem Alter vor; dasselbe erwähnt A. Ecker für Thiere (Ueber den feineren Bau der Nebennieren 1846, Braunschweig, citiert nach Hultgreen und Andersson). Ich fand stets zu grosse Schwankungen der Rindenkörnermenge bei gleichaltrigen Individuen, um dieser Anschauung beipflichten zu können. Sicher ist es, dass man oft auch im höchsten Alter sehr körnerreiche Nebennierenrinden findet.

Nach R. May (Virchow's Archiv, Bd. 108, Beiträge zur pathol. Anatomie der Nebennieren) würden sich Schwankungen aus den Krankheitsprozessen der Individuen erklären lassen, insofern eine pareuchymatöse Degeneration der Nebennieren bei acuten Infectionsprozessen und eine fettige bei allgemeinen Stauungsprozessen vorkommt. May scheint dabei das Alter der untersuchten Individuen nicht näher berücksichtigt zu haben; auch gibt er seine Untersuchungstechnik nicht an. Nach meinen Befunden dürfte die May'sche Anschauung kaum wahrscheinlich sein.

Im Prinzip möchte ich darauf aufmerksam machen, dass ich in Nebennieren, die sehr körnerreich waren, und von denen nach Formalinfixierung mit dem Gefriermikrotom gewonnene Schnitte auf 24h. in Altmanns Gemisch eingelegt worden waren, nie primär geschwärzte Körner in der Rinde fand, dass ich aber in Phosphornieren vom Menschen, die ähnlich behandelt wurden, das Fett primär geschwärzt finden konnte: man darf darnach eine grosse Körnermenge in der Nebennierenrinde nicht als Produkt einer fettigen Degeneration der Rinde ausprechen.

Unter primärer Schwärzung verstehe ich die unmittelbare Schwärzung von Fett durch Osmium ohne nachherige Alkoholeinwirkung.

Ueber die Fettverhältnisse im Mark findet sich meines Wissens nur eine Angabe in der Literatur: die von Guarnieri und Magini (Arch. ital. de la biologie 1881: Études sur la fine structure des capsules surrenales). Diese beiden Autoren beschrieben folgendes: „Dans les préparations fixées avec les liquides osmiques on trouve constamment des corps cylindriques de substance fortement réfringente, entourrée par une mince couche d'autre substance noircie par l'acide osmique et de figure circulaire, semilunaire ou irregulière." Diese beiden Verfasser untersuchten die menschliche Nebenniere nebst solchen von Hund, Kaninchen und Rind. Diesen Befund kann ich nur bestätigen und folgendes hinzufügen.

In den Markzellen treten sichosmierende Körner bei menschlichen Embryonen erst bei 30—35 cm Körperlänge auf. Sie sind in diesem Stadium stets sehr klein, solid, höchst spärlich, nehmen bis zur Geburt und den ersten Lebensmonaten an

Zahl kaum erheblich zu, wohl aber werden sie gröber. Sie sind noch um das fünfte Lebensjahr nicht in allen Zellen enthalten.

Um diese Zeit nun — im 5. Lebensjahr — treten in den Markzellen neben den soliden, schwarzen Körnern (in Paraffinschnitten) noch grössere Körner auf, die ein helles Centrum haben, welches von einem durch Osmium geschwärzten Ring umgeben ist. Nach der Pubertät, im 18.—19. Lebensjahre, finden wir in den Markzellen fast ausschliesslich die erwähnten Ringformen und nach dem 25. Lebensjahr ausschliesslich Ringformen: diese werden immer grösser (siehe Fig. 2.), der schwarze Ring wird immer schmäler, feinsaumartig. Mit fortschreitendem Alter treten an diesen Ringformen verschiedene Complicationen auf: man sieht einen kleineren Ring in einem weiteren liegen, oder ersterer kann ringsum von noch kleineren umgeben sein; der kleinere Ring kann eine excentrische Lage im weiteren annehmen, er kann sich ferner sehr stark erweitern, so dass er fast an den Saum des äusseren heranreicht. Je älter das untersuchte Individuum, desto complicierter und reichlicher werden diese Gebilde.

Man könnte bei diesen Formen an Auslangungsproducte denken; doch sind sie solches sicher nicht, da man Andeutungen jener Structuren schon im nativen Gefrierschnittpräparat sieht. Man findet genau dieselben Bilder auch in osmierten Gefrierschnitten, die gar nicht in irgendwelche fettlösende Flüssigkeit gekommen waren. Untersucht man aber Sudanpräparate auf diese Körner, so erscheinen letztere gleichmässig rot. Wie dieser Befund zu erklären ist, weiss ich nicht; das nächstliegende wäre allerdings, zwei verschiedene chemische Substanzen in den Ringgebilden anzunehmen, eine sich osmierende Mantelschicht und einen sich mit Sudan III färbenden Kern. Diese Erklärung ist mir jedoch nicht wahrscheinlich. In Paraffinschnitten konnte ich das Centrum dieser Ringgebilde in keiner Art gefärbt erhalten.

Diese beschriebenen Gebilde sind für die Markzellen nach dem 20. Lebensjahre typisch und man muss alle Zellen, die nach diesem Alter, insofern sie im Mark liegen und solide, mit Osmium sich schwärzende Körner führen, als versprengte Rindenzellen auffassen. Darnach würden auch die Holm'schen Zellen von „zweifelhaft nervösem Charakter", wie es ja auch die meisten Autoren annehmen, als Rindenzellen aufzufassen sein.

Auffallend gut färbten sich in allen embryonalen menschlichen Nebennieren Altmann's fuchsinophile Granula (R. Altmann: Die Elementarorganismen 1894.) (Siehe auch Virchow's Archiv, Bd. 135: O. Lubarsch: Beiträge zur Histologie der von Nebennierenkeimen ausgehenden Nierengeschwülste, II, 179.) Bekanntlich lassen sich letztere nur in möglichst frisch eingelegten Organen gut conservieren, beziehungsweise färben. Vom intrauterinen Fruchttod abgesehen, bekam ich die Embryonen im Durchschnitt erst 24h. nach dem Abortus oder der Frühgeburt zur Verfügung; trotzdem konnte ich die fuchsinophilen Granula bei den meisten embryonalen Nebennieren gut darstellen. Nicht immer färbte sich alles, was im ungefärbten Präparat als Granulum erschien, mit Fuchsia rot; immerhin gelang es mir häufig, den ganzen Granulainhalt zu färben.

Alle diese darstellbaren Granula sind in der Nuance und Intensität der Farbe gleich, dagegen ungleich in ihrer Grösse; im Durchschnitt erreichen sie die Grösse der osmierbaren Körner, ihre Form ist stets rund. Sie sind stets mehrschichtig und concentrisch um den Kern geordnet und zwar so, dass die kleinsten fuchsinophilen Granula dem Kerne zunächst liegen. In der Zellperipherie werden sie von der Schichte der osmierten Körner umgeben.

Liegen die Rindenzellen zu Haufen geordnet (Parenchymkörper), so finden wir, wie ich oben erwähnte, an den zusammenstossenden Zellflächen keine oder nur vereinzelte Rindenkörner; im Fuchsinpräparat sieht man diese Partien dicht mit fuchsinophilen Granula gefüllt. Ob sich die fuchsinophilen Granula in osmierbare Rindenkörner umwandeln oder nicht, dafür finde ich keine Anhaltspunkte: in Form und Grösse gleichen sich die fuchsinophilen und die osmierbaren Körner bis ins kleinste.

Legt man Paraffinschnitte von in Altmann fixierten Objecten auf einige Tage in Aether, so lösen sich schnell und ohne Rückstand sämtliche früher schwarz gewesenen Rindenkörner; daneben verschwindet auch eine grosse Zahl der fuchsinophilen Granula. Einzelne Granula dagegen erscheinen auch bei sehr langer Aetherwirkung auf Fuchsinfärbung wieder. Darnach dürften einzelne Granula gegen Aethereinwirkung resistenter sein und sich chemisch von den übrigen rascher sich lösenden unterscheiden. Dieser Befund würde für eine Präexistenz derselben *in vivo* sprechen.

Stilling (Virchow's Archiv Bd. 109), Eberth (Stricker's Handbuch der Gewebelehre) und Grandry (Journal de l'anatomie et de la phys., 1867) beschreiben und bilden ab zum Teil Hohlräume (Stilling beim Rind, Grandry beim Menschen) zum Teil Spalten (Eberth) in der äusseren Rindenzone der Nebenniere, die sie für präexistent halten. Stilling hält die erwähnten Hohlräume für Lymphgefässe, gestützt auf die Resultate bei Injectionen. Für die Präexistenz der Hohlräume führt er vor allem ihr stetes Vorkommen bei frischeingelegten Organen in verschiedene Fixierungsflüssigkeiten an. Gegenüber den Capillaren betont er die Wandungslosigkeit der Hohlräume.

Aehnliche Hohlräume sah ich bei Embryonen von über 15 cm Länge in der äussersten Rindenperipherie; mit zunehmender Entwicklung des Fötus nehmen auch diese Hohlräume an Zahl und Grösse zu und erreichen kurz vor der Geburt den Höhepunkt. Beim Neugeborenen sind sie wieder spärlich und sehr spärlich sind sie in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres; beim Erwachsenen konnte ich sie nicht wieder finden.

Diese Hohlräume sind zum Theil leer, zum Theil enthalten sie ein kernloses Netzwerk, das dem feinsten Reticulum der Parenchymkörper entsprechen könnte, z. Th. sind sie von Fäden durchzogen, die Fibrinfäden ähneln, sich jedoch färberisch nicht wie Fibrin verhalten; von Schleimfarbstoffen werden diese Fäden nicht gefärbt.

Diese Hohlräume sind bei allen Fixierungen und sowohl bei Paraffin als Celloidineinbettung vorhanden. Manchmal haben dieselben einen Belag von platten, cubischen Zellen, deren Plasma unmerklich heller als das der übrigen Rindenzellen ist, denen sie sonst in allem gleichen, und sicher nur als eigentümlich angeordnete Rindenzellen aufzufassen sind. Dieser einzellige Belag ist entweder continuierlich über den ganzen Hohlraum ausgebreitet oder er übergeht an einer Stelle unmerklich in die gewöhnlichen Rindenzellen.

Bei anderen dieser Hohlräume, besonders, wenn sie Zelldetritus und Fäden enthalten, ist dieser Belag als etwas eigenes nicht vorhanden; der Hohlraum wird dann einfach von den Rindenzellen gebildet, die buchtig gegen das Lumen vorspringen und es scharf umgrenzen. Zwischen dem Hohlraum und daneben verlaufenden Capillaren liegt gewöhnlich nur die eine auskleidende Zellschichte

Diese Hohlräume sind beim Erwachsenen gar nicht, bei Kindern von einigen Monaten spärlich zu finden. Diese Beschränkung ihres Vorkommens spricht gegen die Meinung, es seien reine Macerations- oder Fixierungsartefacte; auch die eigentümliche Anordnung und Form der Auskleidungszellen in einzelnen derselben spricht dagegen. Man findet manchmal in ihnen auch rote Blutkörperchen, die ganz gut erhalten sind.

Wollte man die Abplattung jener Auskleidungszellen nur durch den Druck des sich ansammelnden oder verflüssigenden Inhalts erklären, so ist zu bedenken, dass nur eine Schichte der Zellen die Abplattung zeigt, dass die unmittelbar an ihr verlaufenden Capillaren strotzend mit Blut gefüllt sind und diese Auskleidungsschicht, wie erwähnt, öfters discontinuierlich ist. Auch sind diese Hohlräume seltener rein rund als öfters ausgebuchtet, mit einander communicierend.

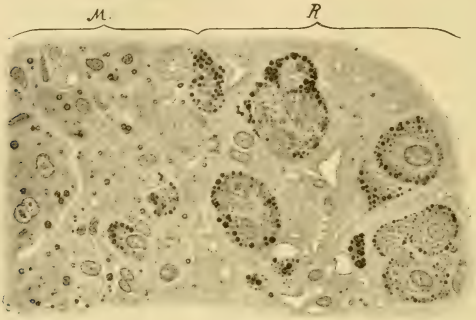
Fortsetzungen der Hohlräume in die tieferen Rindenschichten oder in's Mark konnte ich weder an Quer- noch an Flachschnittserien verfolgen.

Bezüglich des Pigments der Nebenniere ist folgendes zu bemerken: Man sieht dasselbe in der untersten Rindenzone, vor allem in der Reticularis bei gewöhnlichen Kern-Plasmafärbung ohne weiteres in Form gelblicher Körnchen. Mit Heidenhain's Eisenhaematoxylin färbt sich das Nebennierenrindenpigment (und gewisse Markzellenbestandteile: Hultgreen und Andersson) tief schwarz in Form von runden Körnern. Ausserdem fand ich, dass sich dieses Rindenpigment mit Unna's polychromem Methylinblau und Glycerinätherdifferenzierung tief grasgrün färbt, wie auch die Markzellen diesen Ton annehmen. Auch geringe Pigmentmengen stechen bei dieser Färbung gegen die blauen Kerne und das ungefärbte Plasma ab. Diese Färbung gelingt jedoch nur an Objecten, die in nicht osmiumführenden Fixierungsflüssigkeiten erhärtet wurden.

Mit diesen Färbungen fand ich in embryonalen Nebennieren kein Pigment, wohl aber recht spärliches bei einem 6 Tage alten Kind.

Eine Abhängigkeit des Pigments vom Vorkommen der Rindenkörner konnte ich nicht nachweisen: das Pigment kommt sowohl in rindenkönerführenden als in rindenkörnerfreien Zellen vor

Bei Fixierung der Objecte in Altmann's Gemisch verliert es die gelbe Farbe und wird schmutzig graugrünlich und ist von den tiefschwarzen Rindenkörnern leicht zu unterscheiden



Figur 2.

(siehe Fig. 2). Es scheinen jedoch die in Altmann's Gemisch fixierten Objecte weniger (im Durchschnitt) Pigment zu enthalten als entsprechende in Müller's Flüssigkeit erhärtete.

Extrahiert man die osmierten Schnitte mit Aether und färbt sie mit Heidenhain's Haematoxylin (siehe Fig. 3.), so erscheinen in der Reticularis an Stelle der (osmierten) schwarzen Körner grosse, helle Lücken, in dem wabigen Netz der Zellen aber die tiefschwarz gefärbten Pigmentkörner. Nach Dostojewsky (Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVII.: Ein Beitrag zur mikr. Anat. d. Neb. d. Säugetiere) entspricht dieses Netzwerk nicht der Filarmasse, sondern stellt das ganze Cytoplasma dar. Wegen dieser eigentümlichen Lage nun erscheint in Osmiumpräparaten weniger Pigment als in Müllerpräparaten: es wird von den Rindenkörnern einfach verdeckt. Die Verhältnisse in den Pigment- und Rindenkörnerführenden Zellen sind also die, dass die Rindenkörner in den Plasmawaben liegen, in dem Plasma selbst aber liegen die Pigmentkörner.

Im Allgemeinen ist die Lage des Pigments zu den Rindenkörnern die, dass das Pigment in seiner Hauptmenge näher dem Kern, die Rindenkörner näher dem Zellrand zu liegen. (Siehe Fig. 2.)

Nebennierenzellen frei in Gefässluminis liegend fand ich öfters, ebenso Rindenkörner. Es handelt sich dabei wohl immer um Kunstproducte.

Figur 3.

Freibegrenzte, endothellose Zellhaufen aus dem Parenchym in die Gefässe ragend, wie sie Manasse (Virchow's Archiv, Bd. 135), über die Beziehungen d. Neben. zu d. Venen u. den venösen Kreislauf) beschreibt, konnte ich nicht finden.

Ich beschäftigte mich auch mit der Natur der Rindenkörner der menschlichen Nebenniere.

Eine Nachprüfung der Angaben von Rabl, Pfaundler. Alexander u. a. Autoren, die sich mit derselben Frage beschäftigten, machte ich nicht. Ich fand aber, entsprechend den Angaben der Autoren, dass sich die Rinden- und auch die Markkörner in Osmium primär nur bräunen, und sich erst nach Alkoholeinwirkung schwärzen. Die Markkörner stellen (falls sie schon Ringformen angenommen) auch in Gefrierschnitten Ringformen dar. (Einwirkung von Osmium 24^{h}.)

Zum Vergleich untersuchte ich das pericapsuläre Fett der Nebenniere, so wie das subepicardiale und das Degenerationsfett von Phosphornieren; dieselben schwärzen sich stets in Osmium auch ohne Alkoholnachbehandlung. (Einwirkung v. Osmium 24^{h}.)

Entwässert man einfach osmierte Nebennierengefrierschnitte (Formolhärtung) rasch in Alkohol und legt sie dann in Bergamotöl, Xylol, Aether, Petroläther, Chloroform, so löst Bergamotöl alle osmierten, d. h. braunen Körner sofort, Xylol in ungefähr $^{1}/_{4}{}^{h}$, Aether rascher als Xylol, Chloroform und Petroläther nur zum Teil in $^{1}/_{4}{}^{h}$.

Das Fett (subepicardiales, pericapsuläres, Phosphorniere) löst sich (bei analog behandelten Objecten) in Bergamotöl rapid, in den anderen angeführten Lösungsmitteln dagegen in $^1/_4{}^h$ fast gar nicht.

Behandelt man die nur osmierten Gefrierschnitte mit Alkohol durch 24^h, so werden, wie erwähnt, die braunen Rindenkörner schwarz, ebenso die braunen Markringe; das pericapsuläre u. a. Fett bleibt schwarz, wie es gewesen.

Extrahiert man nun die Schnitte mit den erwähnten fettlösenden Mitteln, so findet man, dass Bergamotöl nach wie vor rapid alles osmierte löst, die anderen Mittel aber (in $^1/_4{}^h$) viel weniger von dem geschwärzten Fett lösen, als sie von dem nur gebräunten lösten; das Petroläther und das Chloroform erscheinen ganz wirkungslos, Aether löst die Nebennierenkörner bedeutend rascher als Xylol. Das pericapsuläre u. a. Fett bleibt in der angegebenen Zeit, ausser in Bergamotöl, fast intact.

Lewinsohn (Archiv f. mikrosk. Technik, Bd. XVIII.) gab eine Fettfärbungsmethode in Celloidinschnitten an, die sich in ihrem Wesen an die Haematoxylin-Markscheidenfärbung anlehnt. Sie besteht in langdauerndem Belassen der Organe in Müller's Flüssigkeit, Einbettung derselben in Celloidin durch aufsteigenden Alkohol ohne vorheriges Auswaschen, Schneiden, Uebertragen der Schnitte direkt aus Alkohol in die Essigsäure-Haematoxylinlösung, Nachbehandeln mit Kalium permanganicum, Differenzierung in Oxalsäure.

Lewinsohn fand nach dieser Methode das „Fett" in den interstitiellen Hodenzellen blau gefärbt. Ueber die Resultate von Färbungsversuchen anderer Fette berichtet er nicht, gibt aber seine Methode als allgemeingültig an.

Diese Methode versuchte auch ich und fand folgendes:

Gefrierschnitte durch lange gemüllerte Nebennieren lassen ihren Körnergehalt nach der beschriebenen Methode färben. Auch nach Einbettung lange gemüllerter Nebennieren in Celloidin und oben erwähnter Behandlung bekam ich die „Fett"-Körner der Nebenniere gefärbt.

Gefrierschnitte durch lange gemüllertes subepicardiales Fett und Phosphornierenfett ergaben mit obiger Methode keine Fettfärbung, ebensowenig entsprechende Celloidinschnitte.

Ich legte nun Celloidinschnitte von lange gemüllerten

Nebennieren, subepicardialem Fett und Phosphornieren in Altmann's Gemisch auf 48h. bei 38° C. und fand nach abspülen derselben mit Wasser das Nebennieren-„Fett" tief schwarz gefärbt, nicht aber das subepicardiale Fett und die Phosphorniere.

Darnach zu schliessen, besteht also zwischen dem Nebennierenfett und anderen Fetten tatsächlich ein Unterschied.

Zum Schlusse der Arbeit sei es mir gestattet, dem Vorstande des Insitutes, Herrn Hofr. Prof. Weichselbaum den aufrichtigsten Dank für die Anregung der vorliegenden Arbeit und für die gütige Zuweisung des Materials zu danken.

Erklärung zu den Abbildungen.

Fig. 1. Schnitt durch die Nebennierenrinde eines 30 cm langen menschlichen Fötus. Fixierung in Altmann's Gemisch. Vesuvinnachfärbung. a, a^1 die im Text erwähnten hellen Zellen, die eine davon kernlos.

Fig. 2. Rinden-Markgrenze eines 47-j. Mannes. R.=Rinde mit den Osmiumkörner- (schwarz) und Pigment- (grau) führenden Zellen der Zona reticularis. M.=Mark; in seinen Zellen die eigentümlichen Ringformen der Markkörner.

Fig. 3. Aus der Zona reticularis eines in Altmann's Gemisch fixierten Paraffinschnittes von dem vorigen Falle, dessen Rindenkörner mit Aether extrahiert wurden. Nachfärbung des Pigmentes mit Heidenhain's Eisenhaematoxylin.

Aus dem Zoologischen Institut München.

Ueber die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen.

Von
Theodor Moroff aus Gabrovo (Bulgarien).

Hierzu Tafel XXI und XXII.

Beim Studium der Fischorganisation springt die merkwürdige Thatsache in die Augen, dass keine genaueren Untersuchungen über die Entwicklung ihrer Respirationsorgane gemacht worden sind. Sogar die Beschreibung der anatomischen und physiologischen Verhältnisse des ausgebildeten Kiemenapparates ist eine keineswegs genügende, und wurde dieses Organ, das für die Fische von so grosser Bedeutung ist, allgemein ziemlich vernachlässigt.

Abgesehen von den älteren Forschern H. Rathke und K. E. von Baer haben sich von den neueren Forschern Goette, Maurer u. a. gelegentlich mit der Entwicklung des Kiemenapparates der Fische befasst; eine ausführlichere aber auf die Selachier beschränkte Darstellung wurde nur von A. Dohrn gegeben.

Daher habe ich mir, dem Rate meines geehrten Lehrers Herrn Professor Richard Hertwig folgend, die Aufgabe gestellt, die Entwicklung der Kiemen und besonders die feinere Entwicklung der Blutgefässe im Zusammenhang mit den Respirationsepithelien bei den Knochenfischen zu verfolgen.

Die Beobachtungen habe ich an der Forelle (Trutta fario) gemacht, weil mir hier reichliches, entwicklungsgeschichtliches Material zur Verfügung stand, welches zugleich günstige Beobachtungsbedingungen bot.

Die Bayerische Landesfischzucht-Anstalt in Starnberg lieferte die befruchteten Eier, welche im zoologischen Institut in beständig laufendem Wasser aufgezogen wurden. Anfangs tötete ich täglich, später in grösseren Intervallen von 2—3 oder 4 Tagen einige junge Fische, wobei Pikrinessig-, Chromessigsäure und Sublimat als Conservierungsmittel dienten. Besonders wandte ich die Sublimat-Conservierung an, weil sie die besten Resultate lieferte und am bequemsten zu handhaben ist. Ausserdem habe ich auch lebendes Material in ausgiebiger Weise zur Untersuchung herangezogen.

Im Anfang schnitt ich ganze Tiere in drei Richtungen, später aber nur einzelne Kiemenbogen, die erst mit Nadeln unter der Lupe herauspräpariert wurden. Schnittserien habe ich je nach Bedürfnis in der Dicke 5—7½, manchmal bis 10 μ gemacht. Als beste Färbungsmethode erwies sich die Doppelfärbung: Hämatoxylin und Eosin- Hämatoxylin und Pikrinsäurefuchsin. Die Hämatoxylin-Eosinpräparate, die aus Sublimatmaterial verfertigt waren, zeigten das Gewebe violettblau, den Knorpel dunkler violett und die Blutkörperchen rot; die aus Chromessigsäurematerial verfertigten Präparate zeigten das Gewebe blau und die Blutkörperchen gelb gefärbt; die letzteren waren entschieden besser erhalten, aber das Material lässt sich etwas schwieriger färben. Aufgehellte, in Kanadabalsam eingebettete einzelne Kiemenbogen haben für das Verständnis nicht wenig beigetragen. Auch Beobachtungen an den lebenden durchsichtigen Tieren über Bewegung und Richtung des Blutes und die Verzweigung der Gefässe lohnten reichlich die Mühe.

Fast alle Zeichnungen habe ich mit Prisma möglichst naturgetreu angefertigt.

Bevor ich nun zur eigentlichen Beschreibung der Entwicklung der Kiemen selbst übergehe, ist es wohl nicht überflüssig, einen kurzen historischen Abriss der bis jetzt darüber gemachten Untersuchungen und ihrer Resultate zu geben.

Geschichtliches.

Wie schon erwähnt, hat sich zuerst Rathke mit der Entwicklung der Fischkiemen befasst. Er sah an den Kiemenbogen Reihen von Wärzchen auftreten, welche, nachdem sie eine gewisse Grösse erreichten, eine Abplattung erleiden und gleichzeitig seitliche Einschnitte bekamen und so allmählich direkt in die definitive Form der Kiemenblätter übergehen. Bei ihrem Auftreten enthalten die Wärzchen Hohlräume, welche nachher von dem Blutgefässsystem als Blutbahnen benutzt werden. Die zuführenden und abführenden Gefässe kommen nach Rathke's Ansicht durch die Spaltung des primären Gefässbogens zustande. Auf diese Weise entstehen zwei Gefässe, die sich miteinander durch Schlingen verbinden. Etwas mehr konnte Rathke nicht sehen; die feinere Entwicklung der Capillaren und der Respirationsepithelien hat sich seinen Beobachtungen entzogen.

K. E. von Baer sagt in seinen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische, dass er zu Rathke's Angaben etwas neues nicht hinzufügen könne, so dass auch ihm sich die verschiedenen Prozesse, die sich bei der Entwicklung der Kiemen abspielen, entzogen haben.

Im zoologischen Anzeiger machte später Götte die Mitteilung, dass er bei einem jungen Cobitis von 8—9 Tage statt Würzchen lange, fadenförmige Anhänge mit einer etwas spiralig gedrehten Gefässschlinge gefunden habe. Sehr bald treten an der Basis jener Fäden an zwei entgegengesetzten Seiten kurze Seitenzweige auf: dieselben wachsen und vermehren sich: dabei schrumpft das weit vorragende Fadenende etwas ein, so dass zuletzt das definitive Kiemenblatt vorliegt. Er meint, dass man jene primären Kiemenblätter von Cobitis mit den ähnlichen Gebilden von Selachierembryonen nicht vergleichen kann.

Ausführlicher als die besprochenen Arbeiten sind die Untersuchungen, welche Anton Dohrn bei Selachiern machte. Er gibt an, dass die Entwicklung der Kiemenblättchen so vor sich geht, dass an der nach aussen und hinten gerichteten Seiten der Kiemenbogen kleine, bläschenähnliche Ausstülpungen sich bemerkbar machen, welche die erste Anlage der Kiemenblätter darstellen. Ihre Hohlräume stehen in Verbindung mit dem primären Gefässbogen durch feine Schlingen, die durch Ausstülpung des eben erwähnten Gefässes zustande kommen. In ihrer weiteren Ausstülpung treten diese Schlingen in Verbindung mit gewissen Hohlräumen; das Blut fliesst von dem Gefässbogen durch die Schlingen in diese Hohlräume, die dann von dem Blutsystem als Blutbahnen benutzt werden; auf diese Weise kommen zwei Venen zustande. Die Schlingen jedes Kiemenbogens bilden je zwei neue Gefässe und zwar: die vorderen Schlingen die vordere Vene, und die hinteren die hintere Vene; beide Venen liegen nach innen von dem primären Gefässbogen, also zwischen dem Knorpel und dem Gefässbogen; sie steigen nach oben und nehmen allmählich an Dicke zu, weil sie beständig neue Schlingen in sich aufnehmen. Die beiden rückführenden Ströme comunicieren an zwei Stellen durch Querkommissuren miteinander. Das Blut tritt vom Herzen getrieben in die Kiemenarterien ein, dann in die Schlingen, passiert die Kiemenblätter und ergiesst sich in die neugebildeten Gefässe. Mit der weiteren Entwicklung wächst die vordere Vene auf kosten der Arterie, welche sich zusammen mit der hinteren Vene als kleines Gefäss in den nun dominierend gewordenen vorderen Venenstamm ergiesst. Hierauf verliert die Arterie vollkommen den Zusammenhang mit der vorderen Vene, die nun allein den Arterienbogen darstellt, und da das Blut aus der Arterie nicht weiter kann, so verliert sie auch den Zustrom aus der bedeutend kleineren hinteren Vene. Diese wird selbständig und findet eine Verbindung mit dem vorbeilaufenden Aortenbogen des nächstfolgenden Kiemenbogens, so dass schliesslich jeder Aortenbogen sein Blut aus zwei sehr ungleich grossen Venen zweier verschiedener Kiemenbogen erhält. Die weitere Entwicklung der Kiemenblätter hat Dohrn nicht verfolgt.

Sonst ist mir über das Thema nichts bekannt. Die Autoren, welche die Frage nur gelegentlich berühren, lasse ich unerwähnt, um sie an geeigneter Stelle zu citieren.

Die Ausbildung der Blutgefässe.

Bekanntlich verläuft bei ganz jungen Embryonen in jedem Kiemenbogen je ein Gefässbogen. Diese vermitteln bei den jungen Larven allein die Verbindung zwischen Truncus arteriosus und Aorta descendens und leiten das vom Herzen kommende Blut direct in die Aorta über. Später aber, wenn die Kiemenblätter mit ihren respiratorischen Capillaren gebildet worden sind, existieren in jedem Kiemenbogen zwei Blutgefässe, von denen das eine das Blut zuführt, das andere dasselbe abführt. Also muss einer der beiden Gefässbogen neu entstehen.

Um zu verfolgen, wie sich das zweite Blutgefäss ausbildet, beginne ich mit einem Stadium, in welchem die Kiemenbogen schon angelegt sind und in jedem Kiemenbogen je ein Gefäss verläuft.

Die Larve ist 29 Tage alt; sie hat eine Länge von 8,5 mm und ist noch nicht aus der Schale ausgeschlüpft. Ihr Dottersack hat eine rundliche Gestalt und ist an Volumen 4—5 mal grösser als das Tier selbst. Eine merkliche Grenze zwischen Kopf und Rumpf ist durch das erste Paar Kiemenspalten gegeben, die sich an den beiden Seiten des Körpers zwischen dem ersten Kiemenbogen und Hyoidbogen befinden. Dabei ist der Kopf gegen den Körper ein wenig nach unten geknickt. Der Kiemendeckel ist noch nicht ausgebildet; immerhin ist er schon angedeutet, indem an der Stelle, wo sich später der Knorpel des Hyoidbogens herausformt, das Epithel ein wenig nach hinten saumförmig verdeckt ist. Die so entstehende Falte ist aber so unbedeutend, dass sie nicht einmal die erste Kiemenspalte zu decken im Stande ist. Die Kiemenbogen stehen senkrecht zur Längsaxe und dicht hinter einander, in zwei nach hinten divergierenden Reihen, gleichzeitig von vorn nach hinten an Grösse abnehmend. Die vorderen Flossen sind als ganz kleine Falten wahrzunehmen, das hintere Flossenpaar ist noch nicht markiert. Die unpaaren Flossen sind noch durch einen einheitlichen Saum repräsentirt.

Querschnitte durch einen Embryo in der Gegend der Kiemenregion lassen erkennen, dass unter dem Neuralrohr im Umkreis der Chorda dorsalis reichliches embryonales Bindegewebe entwickelt ist, eine Galerte mit zahlreichen netzförmig anastomosierenden Zellen. Das Gallertgewebe ist besonders unterhalb der Chorda stark entwickelt und presst die dorsale Darmwand fest gegen die ventrale.

Deswegen tritt uns um diese Zeit der Darm nicht als eine Röhre entgegen, sondern als eine solide Zellmasse. Dieselbe besteht aus einer dorsalen und ventralen Reihe fest aneinander gepresster cubischer Zellen, und aus regellos angeordneten Zellen, die den Raum zwischen beiden Reihen ausfüllen. Stellenweise sind einzelne Zellen auseinander gewichen und infolgedessen sind ganz kleine Hohlräume zu sehen, die die erste Andeutung von dem Darmlumen darstellen. Die Kiemenspalten sind schon angelegt, lassen aber ebenfalls das Lumen vermissen. Es sind

Zellstränge, welche aus zwei fest zusammenschliessenden Zellreihen bestehen und von dem Entoderm des Darmes bis zum Ectoderm der Haut reichen, zwischen beiden Lagen eine continuierliche Verbindung herstellend. Das Ectoderm besteht nur aus zwei Zelllagen, einer oberflächlichen Deckschicht stark abgeplatteter Zellen, und einer tieferen Lage von cylindrisch-kubischen Zellen. In letztere Lage setzen sich die beiden Reihen, der die Kiemenspalten auskleidenden Zellen ohne irgend welche Abgrenzung fort. Die linke Hälfte der Figur 1 stellt einen Querschnitt durch die zweite Kiemenspalte und die rechte Hälfte einen solchen durch das Spritzloch dar. Die Anlagen von beiderlei Kiemenkanälen geben auf dem Querschnitt im wesentlichen das gleiche Bild, nur dass der Uebergang der aus Cylinderepithel bestehenden Auskleidung in das Ektoderm bei der Kiemenspalte ein sehr deutlicher ist, während beim Spritzloch die epitheliale Auskleidung und das Ectoderm etwas gegen einander abgesetzt sind. Bei der Betrachtung des jungen Fischchens von aussen mittelst der Lupe sieht man von dem Spritzloch gar nichts, die Kiemenspalten dagegen durch geringfügige Vertiefungen angedeutet.

Noch instructiver als Querschnitte sind Frontalschnitte, d. h. Schnitte, welche in der Längsrichtung des Embryo horizontal geführt werden. Figur 2 stellt einen solchen Frontalschnitt dar, der durch die Kiemenbogen, etwa gleich weit von ihrem dorsalen wie ventralen Ende geführt wurde. In der Figur wurde nur die rechte Seite des Schnittes abgebildet. Das subchordale Gallertgewebe, welches die mittlere Partie des Schnittes einnehmen würde, ist nicht mehr abgebildet. Man sieht nur die linke Seite des soliden Darmentoderms, die von demselben ausgehenden Anlagen der Kiemenspalten, welche bis zum Ectoderm reichen; zwischen je zwei Kiemenspalten die mesodermalen Kiemenbogen, die eine rundliche Gestalt aufweisen. Zwischen dem Hyoidbogen und ersten Kiemenbogen dringt eine sehr starke ectodermale Einsenkung von aussen ein, die ganz scharf die eben genannten Bogen von einander trennt. Diese ectodermale Einsenkung kommt auf die innere Seite des Hyoidbogens zu liegen und geht in Zellen über, welche die Verbindung des Darms mit dem Spritzloch herstellen.

Die Entwicklung der betr. Einsendung spielt sich so früh ab, dass sie schon an meinen allerjüngsten Embryonen von 25 Tagen zu sehen ist.

Die einzelnen Kiemenbogen sind auf dem Frontalschnitt ziemlich kreisrund; ihr Mesoderm ist aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, die sich ziemlich gleichmässig verteilen und mit verhältnismässig grossen, rundlichen Zellkernen versehen sind. Eine Differenzierung der Mesodermzellen in einen Muskelschlauch (Kopfhöhle), wie das A. Dohrn bei den Selachiern angibt, kann ich nirgends beobachten. Das Mesoderm ist von einer Epithelschicht, die sich durch die Verschmelzung des Entoderm und Ectoderm bei dem Zustandekommen der Kiemenspalten ausbildet, umgrenzt; die Zellen dieser Schicht ordnen sich nach der Peripherie radiär an. Die Stelle, an welcher bei der Bildung der Kiemenspalten Ectoderm und Entoderm sich vereinigt haben, ist nicht mehr zu erkennen, sodass man an dem der gegebenen Schilderung zu Grunde liegenden Stadien nicht sicher sagen kann, wo das Entoderm aufhört und wo das Ectoderm beginnt.

Darüber, wie weit das Ectoderm in das Innere der sich bildenden Kiemenspalten hineinreicht, kann ich bestimmte Aussage machen auf Grund früherer Entwicklungsstaien, die ich hier nicht genauer zu schildern beabsichtige. An den vorderen Kiemenspalten der betreffenden Stadien war zwischen Ectoderm und Entoderm eine continuierliche Verbindung eingetreten, dagegen nicht an den zwei letzten. Hier konnte man sehen, dass sich sowohl die Rachenhöhlenwand in das Mesoderm ausstülpt als auch die Ectodermwand dieser Ausstülpung entgegenwächst. Diese letztere verdickt sich an der Stelle, wo später die Kiemenspalte zu Stande kommt polsterförmig, gleichzeitig erfährt sie auch eine schwache Einsenkung in das Mesoderm. Auf diese Weise bekommt man zwei Arten von Einsenkungen — die eine rührt von der Ausstülpung des Entoderms (der Darmwand), die andere von der Einsenkung des Ectoderms. Die letzten Einsenkungen sind bedeutend schwächer als die ersten. Durch die Einsenkung des Ectoderms und seine Verdickung an dieser Stelle wird die Darmwandausstülpung verhindert sich bis zu der Oberfläche des Körpers zu erstrecken. Darüber zieht sich die Deckschicht des Epithels hinweg, welche allem Anschein nach eine schützende Rolle spielt; sie hat eine ziemlich derbe Consistenz, ihre Zellen sind abgeflacht, mit grossen flachen Kernen und spärlichem Protoplasma.

Was die Blutgefässe dieses Stadiums betrifft, finde ich nicht nur das erste Gefässbogenpaar, sondern auch die folgenden vier Gefässbogen angelegt; nur in dem letzten Kiemenbogen ist noch kein Lumen zu sehen. Die Gefässbogen haben nicht überall ein gleich starkes Lumen; die Gefässe, die in den Kiemenbogen verlaufen, besitzen eine Dicke von 0,03 mm; nur das vorderste Gefässbogenpaar, das Hyomandibulargefäss zeigt stellenweise ein etwas stärkeres Lumen bis zu 0,04 mm.

Meine Beobachtungen weichen von den Angaben Maurers, die sich auf die Umwandlungen der ersten zwei Gefässbogenpaare während der Embryonalentwickelung der Knochenfische beziehen, etwas ab. Nach ihm sollen sich bei Embryonen von 35 Tagen noch keine Gefässbogen ausgebildet haben, ausser dem vordersten Gefässbogenpaar, das das Blut vom Herzen direkt in die Aorten überleitet. Die folgenden Gefässbogen sollen sich bedeutend später entwickeln, bei Embryonen von 41 Tagen.

Nach ihm besitzt der erste Arterienbogen ein mächtiges Lumen im Vergleich mit den nächstfolgenden, die sehr feine Lumina besitzen. Infolge dessen will er in den ersten Arterienbogen ein primitives Gefäss erblicken. In der That ist der erste Arterienbogen etwas stärker als die übrigen, aber nicht in dem Maass, wie das von Maurer angegeben wird.

Um diese Zeit verlaufen die Gefässbogen, ventral, im Anfang des Kiemenbogens mehr der entodermalen inneren Seite genähert, gegen die Mitte nähern sie sich der ectodermalen äusseren Seite so stark, dass sie dicht unter dem Ectoderm liegen; dorsalwärts verlassen sie wieder gegen das Ende des Kiemenbogens die äussere Seite, um der inneren Seite des Bogens angenähert weiter zu verlaufen. Um diese Zeit besitzen die Gefässbogen noch keine eigene Wandungen; sie sind unmittelbar von den Mesodermzellen umgrenzt. Dies letzteren bilden keine glatten Flächen, vielmehr ragen einzelne Zellen mehr oder minder in das Lumen vor. An anderen Stellen weichen sie zurück, sodass sich stellenweise Erweiterungen des Lumen ausbilden; auch die umgrenzenden Zellen sind sehr locker mit einander verbunden und ein wenig länglich geworden. Die Gefässbogen sind noch nicht mit dem Truncus arteriosus ventral, und mit der Aorta dorsal in Verbindung getreten. Diese Verbindung kommt erst einige Tage später zustande. Also es

werden die Gefässbogen erst in der Mitte der Kiemenbogen angelegt, dann schreitet ihre weitere Ausbildung nach unten ventral und nach oben dorsal vor, bis dass sie die Aorta und Truncu sarteriosus erreichen. Es macht mir den Eindruck, als ob sich diese Gefässe nicht durch Spalten und Auseinanderweichen der Mesodermzellen ausbilden, sondern durch eine inselartige Umgrenzung bestimmter Gruppen von Mesodermzellen, deren Protoplasma ziemlich stark aufquillt und in einen schleimigen Zustand übergeht. Man kann ganz deutlich an dem blind endenden Lumen eine Strecke weit diese Umwandlung verfolgen; an mehreren Schnitten nach einander sind die betreffenden Zellen etwas mehr abgerundet, dicht aneinander gelagert, und ziemlich scharf von dem übrigen Gewebe umgrenzt, als ob sie Blutzellen seien. Verfolgt man sie nun nach der einen Richtung, so sieht man sie in normales Gewebe übergehen, nach der andern Richtung aber werden sie mehr und mehr locker und aufgequollen und schliesslich sieht man nur noch das Lumen mit wenigen zerstreuten Blutzellen. An allen vier Kiemenbogen geht die Entwickelung der Blutgefässe und der Kiemenblätter ganz gleich vor sich, nur die Zeit der Ausbildung bei den verschiedenen Bogen ist verschieden. Der erste Kiemenbogen geht in seiner Entwickelung allen nächstfolgenden voraus, dann kommt der zweite, dann der dritte und der vierte bildet sich zuletzt.

Im Laufe der weiteren Entwickelung gerät die äussere Seite des Kiemenbogens, und zwar die im Anfang ganz dünne Mesodermschicht, die unmittelbar an das Ectoderm angrenzt und sich nach aussen von dem Gefässbogen befindet, in starkes Wachstum. Diese Schicht wird immer stärker und stärker, sodass es den Anschein gewinnt, als ob der Gefässbogen seine Lage verändert und mehr gegen die Mitte rückt. Dadurch verliert der Querschnitt des Kiemenbogens seine anfänglich zylindrische Gestalt und flacht sich immer mehr seitlich ab.

Fig. 3 ist einem Querschnitte eines zwei Tage älteren Embryos entnommen. Hier sieht man, dass der Kiemenbogen sich ein wenig von innen nach aussen verlängert hat; der Gefässbogen liegt ziemlich in der Mitte und seine Wand ist glatt geworden. Das Mesoderm besteht aus grossen rundlichen Zellen, die nach innen von dem Blutgefässe sich ganz schwach konzentrisch angeordnet haben, ohne dabei eine merkliche Ver-

dichtung erlitten zu haben. Das Epithel ist noch immer einschichtig, die Zellen radiär langgestreckt und infolge des grossen Mesodermdruckes nach aussen, scheinen sie sich senkrecht zu der Oberfläche zu teilen.

Bei einem, um einige Tage älteren Embryo, hat sich das Mesoderm nach aussen noch stärker verlängert, und seine äussere Seite ist ziemlich scharfkantig geworden, auch die Epithelzellen des äusseren Randes haben sich hie und da der Fläche nach geteilt; infolge dessen ist die Zylinderzellenschicht des Epithels bedeutend dicker geworden und ist nicht mehr einschichtig (Fig. 4). Bis zu dieser Zeit existierte kein einheitliches Darmlumen. Es haben sich bis jetzt die Verhältnisse erhalten, die wir bei dem ersten Stadium sahen. Erst um diese Zeit sind die Darmwände auseinander gerückt; dadurch hat sich der Darmkanal gebildet und infolge dessen ist die innere Wand der Kiemenbogen freigelegt. Beim Auftreten des Darmlumens nimmt das Entoderm dieselbe Struktur an, die wir vom Ectoderm beschrieben haben d. h. es besteht jetzt erstens aus einer tieferen Schicht, die aus grossen, zylindrischen, regelmässig angeordneten Zellen besteht, und zweitens aus einer äusseren sich aus kleinen abgeflachten Zellen zusammensetzende Lage, die durch Teilung der inneren Schicht zustande gekommen ist. Die Verdichtung der Mesodermzellen nach innen von dem Blutgefässe ist etwas weiter vorgeschritten, sodass man schon einen Knorpel von dem übrigen Gewebe ziemlich deutlich unterscheiden kann (Fig. 4). Der Gefässbogen hat auch an Stärke zugenommen.

Von nun an verliert der Gefässbogen nach aussen immer mehr seinen glatten Verlauf und treibt kleine Ausstülpungen in das Mesoderm. Ein Querschnitt durch den ersten Kiemenbogen eines Embryos von 42 Tagen zeigt, wie der Gefässbogen sich auszustülpen beginnt (Fig. 5). In der Mitte des Kiemenbogens hat sich um diese Zeit der Knorpel sehr gut differenziert und scharf von dem Mesoderm abgegrenzt. Das Mesoderm, nach aussen von dem Gefässbogen, hat noch weitere Vermehrung erfahren, sein äusserlicher Rand ist ziemlich scharfkantig geworden. An der hinteren Seite des Kiemenbogens, wo dass Blutgefäss die ersten Schlingen aussendet, haben sich die Mesodermzellen stark verlängert und senkrecht zu der Oberfläche angeordnet; ihre Kerne pressen sich dicht aneinander, sodass kaum etwas von

Protoplasma zwischen ihnen erkennbar ist. In diesem Stadium hat das Mesoderm, nach aussen von dem Gefässbogen, seine grösste Dimension erreicht. Diese nachträglich ausgewachsene Partie nenne ich kurzweg Septalwulst. Auf Querschnitten hat der Septalwulst die Form eines Zapfens, der wohl ein Drittel von dem gesamten Durchmesser des Mesoderms ausmacht; er kehrt seine Basis dem Gefäss zu, während seine Spitze nach aussen vorragt. Dieser Septalwulst ist homolog der Scheidewand der Selachier, welche von jedem Kiemenbogen entspringt, und die vorderen und hinteren Kiemenblätter von einander trennt. Seine Fortbildung unterbleibt, da die Zellen an seiner Spitze sich nicht mehr teilen. Der Septalwulst ist überall deutlich von dem Epithel abgegrenzt, nur an seiner Spitze ist die Grenze etwas undeutlich, äusserst selten aber so stark verwischt, dass sie nicht mehr zu erkennen wäre. Die Epithelzellen sind nach innen von dem Gefässbogen, wie bei den früheren Stadien, einschichtig und radiär angeordnet; nur an der äusseren Seite um den Septalwulst herum, der Partie also, die dem Ectoderm entsprechen würde, zweischichtig geworden; dabei haben nur die unmittelbar an das Mesoderm anliegenden Zellen ihre radiäre Form beibehalten, die oberflächlichere Schicht hat die radiäre Anordnung eingebüsst. An der Hinterwand des Kiemenbogens, wo erst die Schlingen einzudringen anfangen, haben sich die Zellen der tieferen Epithelschicht bedeutend stärker verlängert als die der vorderen Seite des Bogens. Sie sind, ähnlich wie in dem Mesoderm, dicht aneinander gedrängt, ihre Kerne enorm gross, zugespitzt und ineinander gefügt.

Der Gefässbogen hat an seiner hinteren äusseren Seite ganz feine Ausstülpungen getrieben. Jede einzelne Ausstülpung dringt in das Mesoderm ein und reicht bis zu der Mesoderm-Ectoderm-Grenze (Fig. 6). Wenn die Ausstülpung das Epithel erreicht hat, wächst sie an der genannten Grenze weiter nach dem freien Ende des Septalwulstes vor, ohne jedoch dieses zu erreichen. An ihrem Ursprung ist sie am stärksten, dann verjüngt sie sich gegen die Spitze ganz allmählich, sodass sie zuletzt nur noch ein dünnes Fädchen bildet. In diesem fadenförmigen Ende liegt zumeist eine birnförmige verhältnismässig grosses Zelle, die sich etwas stärker färben lässt (Fig. 7). Hier haben wir es mit der ersten Anlage einer Gefässschlinge zu

tun, welche für die Bildung des primären Kiemenblättchen zum Ausgangspunkt wird. Ob die Schlinge in ihrem weiteren Vordringen zwischen dem Mesoderm und Epithel, oder im Mesoderm verläuft, kann ich nicht sicher sagen. In das Epithel sicher dringt sie nicht ein. Sie verläuft dicht an der genannten Grenze, und nach aussen von ihr habe ich niemals Zellkerne gesehen, die dem Mesoderm angehört, und sie von dem Epithel abgegrenzt hätten. Gleichzeitig mit dem Eindringen der Schlingen geraten die Mesodermzellen des Septalwulstes, die sich dicht an der Basis dieser Ausstülpung befinden, in starke Vermehrung. Sie wachsen nach aussen warzenförmig aus, und zwingen die Anlage der Schlinge, sich zu krümmen, wie das aus Fig. 6 und 7 ersichtlich ist. Damit wird auch das Epithel gezwungen, über die Körperoberfläche warzenförmig sich emporzuheben. Auf diese Weise kommen die primären Kiemenblätter zum Vorschein. Indem unter fortgesetztem Wachstum des Mesoderms die Gefässschlinge sich immer stärker zurückkrümmt, kommt ihr voranwachsendes Ende bis in die Nähe ihres Ausgangspunktes am Gefässbogen (Fig. 8 und 9).

Es scheint, als ob das Mesoderm in das Epithel eindringt. Das letztere ist sehr dünn an der Stelle, wo die Spitze des Mesodermwärzchens ist; die Zellen haben keine bestimmte Anordnung. Hingegen ist das Epithel zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schlingen, wie man auf Schnitten parallel zur Achse des Kiemenbogens sieht, sehr dick, und dabei sind, wenigstens was seine innere Zellenschicht anbelangt, die unmittelbar dem Mesoderm angrenzenden Zellen meistens radiär angeordnet und ziemlich lang gestreckt (Fig. 10); die Mesoderm-Epithelgrenze ist sehr deutlich, nur an der Spitze ist sie wieder ziemlich verwischt. Die Vermehrung der Mesodermzellen geht so rasch vor sich, dass sie sich von dem übrigen Mesoderm inselartig abgrenzen, und es macht auf das täuschendste den Eindruck, als ob sie eine epitheliale Herkunft hätten. Wie man aus der soeben beschriebenen Abbildung ersieht, bildet die Mesodermgrenze infolge des ungleichmässigen Wachstums eine äusserst charakteristische Wellenlinie, und diese Berg und Thal ähnlichen Erhebungen werden durch das Epithel zum grössten Teil ausgeglichen, sodass sich nach aussen nur eine äusserst schwache wellenförmige Anordnung erkennen lässt. Wenn die Spitze der Schlinge ziemlich

in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurückgekehrt ist, verbinden sich benachbarte Schlingen untereinander durch ganz feine Anastomosen, die von den Schlingen nach oben und unten parallel dem Gefässbogen ausgestülpt werden. Auf diese Weise kommt ein ganz feines, neues, dem Arterienbogen paralleles Gefäss zustande.

Wenn die Schlingen der hinteren Blätter jedes Kiemenbogens, wenigstens die meisten, untereinander in Verbindung getreten sind, und so ein neues Blutgefäss erzeugt haben, beginnt der primäre Gefässbogen auch an der vorderen äusseren Seite Ausstülpungen zu bilden. Diese Ausstülpungen dringen in das Mesoderm, erreichen die Mesoderm-Ectodermgrenze und dringen dann weiter ein. Das Mesoderm um die Basis jeder Schlinge gerät auch hier in eine Vermehrung und zwingt die Schlingen, sich zu krümmen und hebt das Ectoderm nach aussen hervor. Also ganz genau wie die hinteren Kiemenblätter, kommen auch die vorderen jedes Kiemenbogens zustande, nur erzeugen die neugebildeten, vorderen Kiemenblättchen keine Anastomosen, um ein neues Blutgefäss zu bilden, wie das bei den hinteren Kiemenblättern der Fall ist, sondern treten mit dem schon aus der Vereinigung der hinteren Schlingen zustande gekommenen Blutgefäss in Verbindung, wodurch dieses bedeutend verstärkt wird. Gewöhnlich stehen die Blätter der einen Seite nicht den Blättern der anderen Seite gegenüber, sondern alternieren mit ihnen; ein Blatt der einen Seite sitzt zwischen zwei Blättern der anderen Seite, selbstverständlich ist es, dass auch die Schlingen sich in derselben Verteilung befinden, sehr oft geschieht es aber, dass zwei Schlingen gleichzeitig von den beiden Seiten ausgehen, sodass sie gegeneinander liegen und man beide gleichzeitig auf einem Querschnitt trifft.

Niemals habe ich sowohl an der einen als auf der anderen Seite beobachtet, dass zwischen den schon ausgebildeten Kiemenblättern ein nachträgliches Einschieben von neu ausgebildeten Schlingen und Kiemenblättern stattfindet. Mit der Verlängerung der Kiemenbogen rücken die Kiemenblätter auseinander und nehmen fortwährend an Dicke und Breite zu; solange das Wachstum andauert, bilden sich an dem oberen dorsalen Ende des Kiemenbogens neue Kiemenblätter aus.

Infolge der späteren Ausbildung der vorderen Reihe sind selbstverständlich ihre Kiemenblätter im Anfang an Länge be-

deutend zurückgeblieben, gegen die Blätter der hinteren Reihe. Zur Zeit, da sich die vorderen Blättchen über die Oberfläche des Epithels emporhoben, besassen die hinteren eine Länge von 0,77 mm und eine Breite von 0,2 mm. Mit der weiteren Entwicklung holen die Blätter der vorderen Reihe die der hinteren ein, ja später überholen sie sogar dieselben.

Das neu gebildete Blutgefäss übernimmt die zuführende Rolle verläuft nach aussen von dem primären Gefässbogen, dem äusseren Rande mehr genähert, in der Mitte zwischen den Basen der Kiemenblätter beider Reihen; es verläuft parallel dem primären Gefässbogen von unten nach oben; die erste Vereinigung der Schlingen findet etwas oberhalb (dorsal) von der Mitte des Kiemenbogens statt (Fig. 11). Von dieser Stelle schreitet die Schlingenbildung dorsal und ventral, schneller aber ventral vor (Fig. 12 und 13). Bei der weiteren Vereinigung neuer Schlingen mit dem neugebildeten, zuführenden Gefäss muss selbstverständlich das Blut von dem Hauptgefäss durch die Schlingen, die sich ventral anlegen, in das neue Gefäss einfliessen, um weiter durch die Schlingen, die sich dorsal anlegen, wieder in das alte Gefäss in dieselbe Richtung weiter zu fliessen. Daraus ersieht man, dass die Schlingen, die sich ventral anlegen, im Anfang Blut von dem Hauptgefäss aufnehmen, um es dem neugebildeten Gefäss abzugeben; je mehr sich aber neue Schlingen ventral ausbilden, desto mehr Blut fliesst in das neue Gefäss ein, das nicht von den dorsal neugebildeten Schlingen weiterbefördert werden kann, darum wird die Zirkulation des Blutes in den höherliegenden ventralen Schlingen immer schwächer bis dass sie zuletzt ganz sistiert, um einer Bewegung des Blutes in entgegengesetzter Richtung Platz zu machen; also die Schlingen beginnen Blut aus dem neugebildeten Gefäss aufzunehmen und es in das primäre weiter zu befördern. Dieser Prozess dauert so lange an, bis alle Schlingen ventral angelegt sind. Daraus ersieht man, dass eine Wechselung der Stromrichtung in dem primären und sekundären Blutgefäss nirgends stattfindet, sondern nur in einem Teile der Schlingen vollzieht sich ein allmählicher Wechsel der Stromrichtung, der gar keine Störungen in dem grossen Kreislauf hervorzurufen imstande ist.

Wenn alle Schlingen ventral in Vereinigung getreten sind, ist das neugebildete Gefäss an dem ventralen Ende des Kiemen-

bogens ganz in die Nähe des primären Gefässbogen gelangt: wahrscheinlich tritt es durch eine Kiemenschlinge oder Anastomose in direkte Verbindung mit dem primären Gefässbogen an der Stelle, wo dieser in den Kiemenbogen eintritt und eine stärkere Krümmung macht. Da beginnt das Blut durch diese neue Brücke direkt in das neugebildete Gefäss zu fliessen; die Verbindung wird immer breiter und breiter, bis dass sich die ganze Blutmasse einen Weg durch die Verbindung in das neuentstandene Gefäss bahnt, welches dadurch zur zuführenden Arterie wird; gleichzeitig beginnt eine Verkümmerung der Verbindungsstelle des primären Gefässbogens mit dem Truncus-arteriosus: das dauert so lange an, bis dass der direkte Zusammenhang verschwunden ist. So ist das Blut gezwungen, durch die neue Verbindungsstelle in das neugebildete Gefäss einzufliessen und von da aus durch die Schlingen in den primären Gefässbogen weiter zu fliessen.

Mit dem Verschwinden des direkten Zusammenhanges des primären Gefässbogens mit dem Hauptstrom ist ersterer gezwungen, sein Blut nur durch die Schlingen zu beziehen, die jetzt aus dem sekundären Gefäss Blut weiterbefördern. Das ventrale Ende dieses Gefässbogens hat die Dicke einer Schlinge; in weiterem Verlauf nach oben nimmt die Dicke zu, weil das Gefäss beständig neue Schlingen aufnimmt und umgekehrt verhält sich das neugebildete zuführende Gefäss. An seinem ventralen Ende besitzt es die grösste Dicke, die dorsalwärts dann stetig abnimmt, im Verhältnis zur Abgabe seiner Schlingen an das Hauptgefäss, bis es sich zuletzt in Schlingen vollständig auflöst. Jetzt kann also das Blut nur den folgenden Weg passieren: von dem Truncus-Arteriosus durch das zuführende Gefäss fliesst es weiter in die Schlingen; passiert die Kiemenblätter, und nachdem es in den primären Gefässbogen eingetreten ist, fliesst es weiter fort.

Bei der Entwickelung des Kreislaufes der Kiemen ist es auffallend, dass die erste Anlage der Kapillarschlingen und des zuführenden Gefässes in der Mitte eines Visceralbogens beginnt (Fig. 11); von da aus weiter nach zwei Richtungen hin, ventral und dorsal fortschreitet. Das ist auf den ersten Blick etwas unnatürliches; viel natürlicher wäre es, wenn die Anlage der Kapillaren vom unteren Ende begonnen hätte, dann hätten die Schlingen gleich von Anfang an beständig Blut aus dem zuführen-

den Gefäss ausführen können; dadurch würde der zuerst gebildeten Schlinge und den Schlingen, welche sich ventral von ihm anlegen, der Wechsel in der Richtung des Blutstromes erspart werden. Vielleicht erklärt sich die eigentümliche Lokalisation der ersten Kiemenbildung daraus, dass die Mitte des Kiemenbogens im Anfang für Respirationszwecke mehr begünstigt war, und infolge dessen dürften sich die ersten Kiemenblätter am frühesten dort anlegen; mit der weiteren Vermehrung der Respirationsbedürfnisse aber mussten sich ventral und dorsal neue Kiemenblätter anlegen, wodurch auch eine nachträgliche Verlängerung des Blutgefässes zustande kommt.

Vielleicht kann dies besser aufgeklärt werden, wenn ich die Fische und Amphibienkiemen miteinander vergleiche, was ich in einem späteren Kapitel ausführen will: deswegen lasse ich diese Frage für jetzt dahingestellt.

Ich habe mir sehr viel Mühe gegeben, um zu sehen, ob sich nicht im Anfang auch bei den Teleostiern, wie bei den Selachiern, zwei neue Blutgefässe anlegen, und nachher eine Rückbildung des einen stattfindet; alles Bemühen war aber umsonst; auf der Unmasse von Präparaten, die ich für diesen Zweck verfertigt habe, sah ich überall erst die hinteren Blättchenreihen entstehen und ihre Schlingen das neue Gefäss bilden; nachher entstehen die Schlingen der vorderen Reihe und treten mit dem neugebildeten Gefäss direkt in Verbindung.

Wie ich schon früher bemerkt habe, findet die Entwicklung der Kiemenblätter und der Blutgefässe nicht gleichzeitig bei allen vier Kiemenbogen statt, und auch die Ausbildung der hinteren Reihe geht der vorderen Reihe voraus. Bei einem Embryo von 50 Tagen sind 14 Blätter an der hinteren Seite des ersten Kiemenbogens zu zählen, welche die Länge von 0,06 mm haben, sie sind am kräftigsten von allen anderen entwickelt; die hintere Reihe des zweiten Gefässbogens hat 12 Blättchen über der Epitheloberfläche, die um etwas kürzer sind als die des vorderen Kiemenbogens, der dritte Kiemenbogen 10 kaum über die Oberfläche hervorragende Kiemenblättchen, der vierte lässt noch gar keine über seine Oberfläche vorragen. Die Kiemenbogen selbst differieren auch an Länge und Stärke; während der erste 0,89 mm lang ist, besitzt der vierte nur eine Länge von 0,62 mm, die anderen zwei Kiemenbogen halten eine Mittelstellung.

Die Spitze jedes Kiemenblattes befindet sich andauernd im starken Wachstum, wodurch das ganze Blatt an Länge zunimmt (Fig. 14). Wenn eine gewisse Länge erreicht ist, beginnt das primäre Kiemenblatt sekundäre Kiemenblättchen auszutreiben. Die Art und Weise, wie die sekundären Kiemenblättchen und die Respirationskapillaren zustande kommen, will ich in einem späteren Kapitel ausführlich behandeln, hier aber noch die primären Kiemenblätter weiterverfolgen. Die mancherlei Differenzen, die sich in der Länge der Kiemenblätter verschiedener Reihen, infolge ungleichen Auftretens, zeigen, verwischen sich mit der weiteren Entwicklung immer mehr. In dieser Beziehung sind die Kiemenblätter äusserst unbeständig. Im Anfang sind sie lange Zeit ohne Funktion, weil das ganze Tier von einer derben Schale umhüllt ist, sodass das Wasser die Kiemenblätter nicht umspülen kann. Das Tier verlässt nach 56 Tagen die Eihüllen; zu einer Zeit, wo die Kiemenblättchen schon eine beträchtliche Länge haben und an ihnen die sekundären Kiemenblättchen als kleine Wärzchen auftreten. Von nun an tritt der Kiemenapparat in Funktion und dadurch geht die Entwicklung rascher vor sich. In den Grundzügen der Entwicklung der Kiemenblätter und überhaupt des Kiemenapparates verhalten sich die verschiedenen Kiemenbogen ziemlich gleichartig, im einzelnen aber zeigen sich gewisse Verschiedenheiten, die eine kurze Erwähnung verdienen.

Zur Zeit, wo die Kiemenspalten zustande kommen, sind die Kiemenbogen fast gleich stark, stehen senkrecht zur Längsachse des Tieres, und schliessen sich so dicht aneinander an, dass zuerst das Wasser nicht durchfliessen könnte: dieser Zustand dauert noch einige Tage nach dem Ausschlüpfen der Larven. Mit der Dicken- und Längenzunahme der Larve und damit des Kiemenbogens weichen diese allmählich auseinander, wodurch die Kanäle für das Wasser durchgängig werden. Das Dicken- und Längenwachstum der verschiedenen Kiemenbogen zeigt manche Abweichungen, wobei das erste und letzte Paar sich am extremsten verhalten. Das Erste nimmt infolge seines starken Wachstums eine schlanke Gestalt an, und bei einer Larve von 53 Tagen ist es fast doppelt so lang als das letzte; es verlängert sich stark nach vorn und hat eine Länge von 0,79 mm und eine Breite von 0,19 mm: das vierte Paar dagegen ist kaum 0,45 mm lang,

0.17 mm breit, und deswegen mehr plumper von Gestalt. Die Kiemenblätter des dritten Kiemenbogens überholen alle anderen an Länge, sie sind doppelt so lang als die des ersten Kiemenbogens, und haben schon die vordere Reihe von Kiemenblätter, welche sonst überall fehlt.

Die Entwickelung der sekundären Kiemenblätter.

Wenn die primären Kiemenblätter eine gewisse Grösse erreicht haben, beginnen die sekundären Kiemenblätter sich auszubilden. Eine genaue Schilderung der ersteren muss der Beschreibung der letzteren vorausgehen.

Figur 16 stellt einen Längsschnitt parallel den Kiemenblättern durch den Kiemenbogen eines Embryos von 32 Tagen dar. Die hinteren Kiemenblättchen sind in ihrer ganzen Länge getroffen, genau in ihrer Mitte Knorpel und Gefäss des Bogens sind nur angeschnitten. Die Mesodermpartien der Kiemenblättchen, bei denen noch ein starkes Wachstum andauert, bestehen aus grossen, regelmässig meistens in einer Reihe angeordneten Zellen. Nach der Mitte des Bogens zu wird die Anordnung der Zellen unregelmässig und locker. Die Mesodermpartien der Kiemenblätter sind nach aussen mit einem mehrschichtigen Epithel überzogen, das an der Spitze jedes Blättchens bedeutend dünner ist als an der Basis. Die unterste Schicht besteht aus grossen länglichen sich dicht aneinander schliessenden Zellen, die eine regelmässige Anordnung aufweisen; hingegen sind die Zellen von den übrigen Schichten mehr rundlich, unregelmässig angeordnet und locker verbunden. Die Gefässschlinge jedes Kiemenblättchens ist an der Spitze der Blättchen getroffen, wo sie umbiegt.

Figur 19 stellt einen Querschnitt durch ein Kiemenblättchen desselben Stadiums dar. Er hat eine ovale Form, weil die Blättchen dorsaventral abgeplattet sind. Der äussere Schenkel der Schlinge ist bedeutend dicker als der innere, der noch in Ausbildung begriffen ist. Sie befinden sich an den beiden ausgewölbtesten Stellen des Schnittes und treten das Mesoderm von dem Epithel. Das Mesoderm selbst verdünnt sich in der Mitte des Blattes und seine seitlichen Flächen nähern sich einander. Das Epithel ist umgekehrt an den beiden stark ausgewölbten Spitzen sehr schwach und nimmt nach der Mitte hin sehr stark an Dicke zu, und wird wieder mehrschichtig.

Wenn es nun zur Bildung der sekundären Kiemenblättchen kommt, gerät das Mesoderm auf beiden Seiten des Kiemenblättchens an gewissen Stellen in starkes Wachstum; die Zellen teilen sich rasch in der Richtung der Oberfläche des Kiemenblattes (Fig. 18) und wölben sich warzenförmig vor, das Epithel vor sich her treibend, welches sich auf der Spitze der Erhebung verdünnt und zweischichtig wird Das Epithel bildet dadurch, wie bei dem Auftreten der primären Kiemenblätter, ein kleines Wärzchen, welches die erste Anlage eines sukundären Kiemenblättchens darstellt. (Fig. 18.) Gleichzeitig damit stülpen sich die beiden Schenkel der Gefässschlinge an der Stelle aus, wo eben das Mesoderm im starken Wachstum begriffen ist und ihre Auswüchse dringen dem Rande des Blättchens folgend, wie es scheint in das Mesoderm ein. Diese Ausbuchtungen der Gefässschlingen dringen immer weiter vor, indem sie sich ganz fein verjüngen. Es scheint, dass das Respirationsgewebe, weil es ziemlich locker ist, dem Eindringen der Ausbuchtungen keinen besonderen Widerstand entgegenstellt. Wo sich die Capillaren von den beiden Seiten treffen, verschmelzen sie miteinander (Fig. 19 A, B, C) und bilden ein ganz feines ununterbrochenes Kanälchen, das die beiden Schenkel unmittelbar miteinander in Kommunikation setzt, dadurch kann das Blut von dem einen Schenkel durch das Respirationsgewebe in den andern fliessen. Im Anfang ist der Kanal so eng, dass ein Blutkörperchen der Länge nach kaum durchdringen kann. (Fig. 20 A, B, C.)

In ihrer Entwicklung erinnern somit die sekundären Kiemenblättchen in einigen Punkten an die primären. In beiden Fällen vollzieht sich eine das Epithel vor sich ausbuchtende Wucherung des Mesoderms, die das Zustandekommen der beiden Arten von Blättern veranlasst. In der Ausbildung der Capillaren dagegen unterscheiden sich die sekundären Kiemenblättchen von den primären; bei den sekundären Kiemenblättchen bildet sich erst das Blättchen aus und dann dringen die aus den beiden Schenkeln sich ausbildenden Schlingen darin ein, die sich ihrerseits, nachdem sie sich an seiner Spitze vereinigt haben, weiter verzweigen; bei den primären Kiemenblättern entsteht zuerst die ganz feine Schlinge, alsdann gerät das Mesoderm in Wachstum und veranlasst sie, sich zu krümmen. Die Spitze eines sekundären Kiemenblättchens befindet sich beständig in starkem

Wachtum und biegt sich etwas nach unten um; selbst das Blatt flacht sich ab, weil dadurch eine grössere Respirationsfläche erzielt wird. Die Kanälchen nehmen etwas an Dicke zu. Mit ihrer weiteren Entfaltung büssen die sekundären Kiemenblättchen immer mehr ihren compacten Charakter ein. Das Epithel lockert sich mehr oder minder auf, die Zellen runden sich mehr oder weniger ab und verlieren ihre radiäre Anordnung. Es findet wahrscheinlich die Volumzunahme der Kiemenblättchen nicht nur durch eine andauernde Teilung der Mesodermzellen statt, sondern ist auch auf eine starke Auflockerung der letzteren zurückzuführen. Gleichzeitig mit diesem Prozess zerfällt das im Anfang feine Kanälchen in viele Capillaren, die sich zwischen den einzelnen Mesodermzellen verbreiten und allmählich ein ganzes Netzwerk von feinen Capillaren ausbilden, die das Kiemenblättchen durchziehen. Das geschieht auf folgende Weise: Die Capillare bildet feine Ausstülpungen, die sich zwischen die einzelnen Mesodermzellen einschieben; diese secundären Capillaren bilden andere Kanälchen etc., die sich treffen, miteinander verschmelzen und ganz dünne ununterbrochene Kanälchen ausmachen, welche sich zwischen alle einzelnen Zellen hindurchziehen. (Fig. 21 A, B, C, D.)

Bei ihrem Eintritt zerfallen die zwei Schlingen des sekundären Kiemenblättchens, die ich kurzweg Vene und Arterie des sekundären Kiemenblättchens nenne, in eine Unmasse von Capillaren, die sich in dem ganzen Mesoderm des Blättchens verbreiten. Dieses Respirationsgewebe ist einschichtig, wie auch das Capillarnetzwerk, was man sehr gut aus einem Querschnitt durch ein sekundäres Kiemenblättchen ersehen kann. (Fig. 22.) Nach aussen ist das Respirationsgewebe von einer dünnen membranösen Schicht überzogen, die eine faserige Structur aufweist, mit flachen, spärlichen Zellkernen versehen ist, und als Schutz dient. Sie ist nicht eine spätere Differenzierung des Epithels, sondern ist dieselbe äusserste Epithelschicht, die wir früher bei ganz jungen Embryonen, beim Zustandekommen der Kiemenspalten, sahen. (Fig. 22.) Die innere Schicht jedes secundären Kiemenblättchens besteht aus grossen, ovalen Zellen, die eine mesodermale Entstehung haben; sie scheinen nicht im Zusammenhang miteinander zu stehen, wenigstens habe ich zwischen benachbarten Zellen keine Protoplasmaanastomosen beobachtet.

Nach Fräulein Dr. Plehn haben diese Zellen die Aufgabe, die beiden Oberflächen auseinander zu halten, sie sind Stützzellen. Wir haben uns also das ganze Capillarsystem als ein Netzwerk vorzustellen, das sich zwischen den einzelnen Stützzellen ausbreitet. Diese Schicht ist nach aussen durch die dünne epithelische Schutzschicht von dem Wasser getrennt, so dass der Gasaustausch direkt durch diese Wand leicht stattfindet. Die Stützzellen wachsen und vermehren sich, wie die Zellen jedes Gewebes, und habe ich sehr oft in Karyokinese begriffene Zellen beobachtet. Auf Querschnitten scheint die ganze Gewebsmasse mit Blut durchtränkt zu sein. Fig. 23 A, B, C, D stellt vier auf einander folgende Schnitte dar, wo man diese Verhältnisse sehr gut sehen kann.

Im Anfang sind die Gefässschlingen der Kiemenblätter unmittelbar von einer ganz dünnen Haut vom Mesoderm umgeben, später verdickt sich diese Hülle, was dadurch zustande kommt, dass die unmittelbar dem Schenkel angrenzenden Gewebspartien eine faserig bindegewebige Struktur erhalten, worin spärliche kleine Zellkerne zerstreut sind, die durch feine Anastomosen mit einander in Verbindung stehen. Stellenweise zeigt die Wand nur eine Zellreihe, an anderen Stellen aber zwei Reihen von Kernen. Die sekundären Kiemenblätter entspringen nur von der ventralen und dorsalen Seite eines Kiemenblattes, während dessen hintere und vordere Seite frei von sekundären Kiemenblättern bleibt. Die secundären Kiemenblätter der beiden Seiten eines primären Kiemenblattes alternieren miteinander; ebenso alternieren die zugekehrten Kiemenblättchen zweier benachbarter primärer Kiemenblätter. Zur Erläuterung gebe ich noch Fig. 24, die uns die Verhältnisse bei einem fast vollkommen entwickelten Kiemenblatt darstellt.

Nachdem ich die Entwicklung des Respirationsgefässsystems verfolgt habe, sei es mir gestattet, noch einiges über die Entwicklung des nutritiven Gefässsystems zu sagen. Es handelt sich hier um Gefässe, über deren Funktion die Meinungen der verschiedenen Autoren auseinander gehen. Ich will gleich betonen, dass ich mich mit Sicherheit überzeugen konnte, dass Blutkörperchen in diesen Gefässen vorkommen. Wenn ich Blut-

körperchen in diesen Gefässen gefunden habe, so war das nicht weit von den Respirationsgefässen, welche die nutritiven Gefässe durchbohren, und kann man wohl denken, dass sie aus diesen herstammen. Im Grossen und Ganzen erschienen mir diese Gefässe leer. Ob sie ein nutritives Gefäss sind oder Lymphgefässe, lasse ich dahingestellt; ich will nur kurz ihre Entstehung verfolgen. Diese Gefässe legen sich bedeutend später als die Respirationsgefässe an. Erst nachdem die primären Gefässbogen Schlingen ausgebildet haben, die ihrerseits sich miteinander verbinden und das neue zuführende Gefäss zustande gekommen ist, zeigen sich im Mesoderm jedes Kiemenbogens die nutritiven Gefässe als zwei kleine seitliche Spalten, die parallel den Gefässbogen verlaufen. Nach meinen Beobachtungen legen sie sich in der Mitte des Kiemenbogens an, und von hier aus schreitet ihre Ausbildung nach den beiden Enden des Bogens, dorsal und ventral weiter. Bei etwas vorgeschrittenen Stadien haben die Spalten eine mehr rundliche Form angenommen und verlaufen seitlich zwischen den zu- und abführenden Gefässen des Kiemenbogens. Sie werden von dem äusseren Schenkel der Schlingen durchbohrt, sodass es auf einer Schnittserie, die parallel dem Kiemenbogen ausgeführt ist, den Eindruck macht, als ob sich die Schlingen in zwei Längsgefässe ergiessen. An den Stellen, an denen diese Gefässe von den Schlingen durchbohrt werden, zeigen sie in reichlicher Menge Blutkörperchen, und weil die Schlingen im Anfange sehr dicht beieinander stehen, und ganz dünnwandig sind, scheinen die Gefässe bei oberflächlicher Betrachtung wirklich Blut zu besitzen, so macht es den Eindruck, als ob die Schlingen zwei neue Gefässe angelegt haben, die man mit den zwei neu ausgebildeten Gefässen beiden Selachiern für identisch erklären könnte. Wenn man aber die Schnittserien sorgfältig verfolgt, wird man sich leicht überzeugen können, dass diese Gefässe mit den Respirationsgefässen nichts zu thun haben.

Die Mesodermzellen der Kiemenblätter verdichten sich immer mehr zu dem zuführenden inneren Schenkel der Schlinge der kurzweg Kiemenblattarterie genannt wird, während um den anderen Schenkel das Mesoderm eine faserige Struktur annimmt, worin stellenweise kleine Kerne liegen. Mit dem vorschreitenden Alter gehen aber immer mehr Zellen zum Knorpel über und die Mitte des Kiemenblattes bekommt eine lockere Beschaffenheit:

später aber verschwinden alle Zellen samt ihren Kernen, und es bleibt ein grosser, breiter Kanal, der das ganze Blatt der Länge nach durchzieht. Im Anfang ist er von fadenförmigen Strängen durchzogen, die aber später auch verschwinden, sodass er sich einheitlich zeigt.

Die Kanäle treten erst an der Basis jedes Kiemenblattes auf und dringen dann immer mehr in die letzteren ein. Noch im Anfange sind sie in Kommunikation mit den Hauptgefässen; diese verlaufen anfangs sehr gerade in den Kiemenbogen, mit dem Zustandekommen der Knorpelradien aber nehmen sie einen geschlängelten Verlauf an, weil sie sich nach aussen von den Knorpelradien umbiegen müssen.

Sobald die Kapillaren und die sekundären Kiemenblättchen sich ausgebildet haben, sieht man regelmässig in diesen Gefässen Blutkörperchen, besonders an den Basen der sekundären Kiemenblättchen. Hier sind sehr oft nicht nur die sekundären Kiemenblättchen, sondern auch das maschenförmige Mesoderm mit Blut durchtränkt. Später aber, wenn sich ein einheitlicher Kanal ausgebildet hat, und die Maschen verschwinden, befindet sich das Blut direkt in den Kanälen. Nach früheren Meinungen tritt das Blut infolge des starken Druckes, der in den Kapillaren herrscht, in das Mesoderm und später in die Gefässe ein.

Später bekommen alle Gefässe eigene Wände und dadurch eine bestimmte Selbständigkeit.

Nach Dohrn differenziert sich der Knorpel der Kiemenbogen durch Verdichtung seiner Mesodermzellen. Diese Verdichtung beginnt in der Mitte des Kiemenbogens und schreitet dorsal und ventral gleichzeitig in beiden Richtungen fort; es soll sich jeder Kiemenbogen als ein einheitliches Stück anlegen, das später eine Gliederung in mehrere Stücke erleidet. Nach meinen Beobachtungen hingegen beginnt die Vorknorpelbildung nach innen von dem Gefässbogen gleichzeitig durch den ganzen Kiemenbogen hindurch (Fig. 2). Im Anfang sind die Mesodermzellen in allmählich abnehmender Dichte nach der Peripherie angeordnet, sodass eine Grenze zwischen dem neugebildeten Knorpel und dem übrigen Gewebe nicht wahrzunehmen ist. Um diese Zeit unterscheiden sich die Zellen histologisch nicht von

den übrigen; mit der weiteren Differenzierung aber erleiden sie eine gründliche Umwandlung. Es kommt eine Grenze zwischen Knorpel und dem übrigen Mesoderm dadurch zustande, dass die Kerne der Knorpelzellen sich bedeutend vergrössern und infolge dessen dem Knorpel ein anderes Aussehen verleihen. Nach aussen ist der Knorpel von dem Mesoderm getrennt, durch das Perichondrium, eine Schicht verlängerter Zellen, die durch bindegewebige Fasern miteinander verbunden sind.

Zu der Zeit, in der der Knorpel entsteht, ist er durch eine dicke Schicht Mesoderm von dem Gefässbogen getrennt; mit seinem weiteren Wachstum aber gehen immer mehr Mesodermzellen in ihn über; dadurch nimmt er nach allen Seiten an Dicke zu, sodass er zuletzt unmittelbar an die Gefässwand zu liegen kommt (Fig. 24). Im Anfang hat er die Form eines einheitlichen, runden, gekrümmten Stabes, später aber zerfällt er in vier Stücke, krümmt sich etwas mehr und umgreift das abführende Gefäss, sodass es den Eindruck macht, als ob das Gefäss in einer Rinne des Knorpels verläuft.

Die Knorpelradien kommen auch durch Verdichtung der Mesodermzellen zustande; die Verdichtung beginnt mehr basal in der Nähe des inneren Schenkels der Kiemenblattvene. Im Anfange unterscheiden sich auch hier die Knorpelzellen nicht von den übrigen, um dann mehr und mehr eine Bläschenform anzunehmen. Infolge starker Saftaufnahme werden die Zellwände nach aussen stark gespannt und pressen sich dicht aneinander. Es treten beständig neue Zellen zu dem Knorpel über. Die Kiemenradien wachsen mit der Verlängerung der Kiemenblätter. Die Verlängerung vollzieht sich nach zwei Richtungen hin — gegen die Spitze des Kiemenblattes schneller, solange das Wachstum des Blattes andauert und gegen die Mitte des Kiemenbogens langsamer, bis dass er in der Nähe des abführenden Gefässes anlangt. Das Dickenwachstum des Kiemenradien dauert solange an, bis alles mesodermale Gewebe, mit Ausnahme einer dünnen unter dem Epithel lagernden Grenzschicht, in dem Knorpel einbezogen ist.

Frühere Autoren haben in der Achse des Kiemenradius einen Hohlraum beschrieben. Derselbe ist nicht vorhanden; er wird nur dadurch vorgetäuscht, dass die Zellen in ihrer Mitte stark lichtbrechend sind.

Allgemeine Beobachtungen über die Entstehung der Kiemenblätter.

Es ist sehr wichtig, entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen, welche Herkunft die Kiemenblätter haben. Die allgemeine Auffassung, die sich an die Untersuchungen von Rathke stützt, ist, dass die Kiemen entodermale Entstehung haben. Die Gründe für diese Annahme bestehen darin, dass die Kiemenblätter an den Wänden der Kiemenbogen, tief in den Kiemenspalten, ansitzen, und dass bei der Bildung der Kiemenspalten sich die Ausstülpung der Rachenhöhle dicht bis unter die Haut vordringt, während letztere nur eine geringe Einsenkung der entodermalen Ausstülpung entgegenschickt. In seiner Entwicklungsgeschichte der Unke 1875 hat Götte die Meinung ausgesprochen, dass ausser den Cyclostomen alle anderen Fische Kiemen von ectodermaler Herkunft besitzen. Leider hat er diese Meinung ausgesprochen, ohne sie näher zu begründen und ist sie bis jetzt ganz unberücksichtigt geblieben.

Während meiner Beobachtungen bei der Forelle ist mir die Richtigkeit der herrschenden Meinung ganz zweifelhaft geworden, und scheint mir die Annahme Goettes die richtige zu sein.

Es fragt sich nun wo ist die Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm zu ziehen, und ob nach innen oder nach aussen von dieser Grenze die Kiemenblätter gebildet werden. Die Vereinigung von dem Ectoderm und Entoderm vollzieht sich in den Kiemenspalten sehr früh, ohne dabei irgend ein Kennzeichen zu hinterlassen, nach dem wir die Grenze zwischen diesen zwei Epithelien erkennen könnten.

Mir bleibt nichts übrig, alt andere Anhaltspunkte ausfindig zu machen. In der That sind noch zwei solche gegeben, die ich als vollkommen genügend betrachte, um annehmen zu können, dass die Kiemen bei den Knochenfischen eine ectodermale Herkunft haben. Wie wir früher sahen, legen sich die Gefässbogen dicht unter dem Ectoderm, an der äusseren Seite jedes Kiemenbogens an. Im weitere Verlauf dern Entwicklung aber wachsen am stärksten diejenigen Mesodermzellen, die sich nach aussen von dem Gefässbogen befinden; die Mesodermzellen also, die unmittelbar an dem Ectoderm anliegen, wachsen am stärksten und nur sie allein bilden den charakteristischen Septalwulst aus. Bei ihrem Wachstum üben die Zellen auf das unmittelbar angrenzende

Ectoderm einen starken Druck aus, und zwingen es, sich zu vermehren. Es wäre eine ganz unwillkürliche Erklärung, wenn man sagen würde, dass diese ganze Ectodermpartie unbeeinflusst von dem darunter in Vermehrung begriffenen Mesoderm nur vorwärts getrieben würde, und dass das Epithel für die Strecken, die sich jetzt ausbilden durch ein Nachschieben von dem Entoderm her geliefert würde. So lange nicht sichere Anhaltspunkte für eine solche Meinung sprechen, müssen wir naturgemäss annehmen, dass die Zellen, die sich unmittelbar unter dem Druck befinden, in Vermehrung geraten und das Epithel für die Septalwulste liefern.

Ich habe früher das Wegsamwerden der Kiemenspalten nicht beschrieben, um später eine genauere Schilderung geben zu können, die uns eine bessere Klarheit über die strietige Frage verschafft. Im Anfang sind die Kiemenbögen auf frontalen Schnitten von kreisrunder Gestalt, dicht aneinander gepresst, und von einer Schicht regelmässig angeordneter Cylinderzellen überzogen, die durch eine Verschmelzung des Ektoderms mit dem Entoderm zu Stande gekommen ist. Die Verschmelzungsstelle gibt uns aber keinen Aufschluss darüber, wo die Grenze zwischen dem Ectoderm und Entoderm zu ziehen ist, da sie bald verwischt wird. Ausserdem ist die Oberfläche des Embryos von der Deckschicht des Ectoderms überzogen, die sich über die um diese Zeit soliden Kiemenspalten wegzieht und noch in keine Verbindung mit dem Entoderm getreten ist.

Infolge der oben beschriebenen eigentümlichen Ausbildung der Septalwülste, durch das Wachstum des ausserhalb der Gefässbögen befindlichen Mesoderms, bildet das Ectoderm aussen eine Einsenkung in die Kiemenspalten. Da inzwischen die Kiemenbögen auseinander rücken, und der Darm wegsam geworden ist, schiebt sich sein Lumen zwischen die Kiemenspalten ein, welche in ihrem entodermalen Abschnitt jetzt auch von der epithelialen Deckschicht ausgekleidet sind. Auf diese Weise kommt ein Kanal zwischen den einzelnen Kiemenbögen zu Stande, der aber von einer ganz dünnen einschichtigen Membran verschlossen ist, und eine Kommunication des Darmes nach aussen verhindert. Diese Verschlussstelle rührt von der äusseren Deckschicht, d. h. von dem Ectoderm her, und befindet sich in gleicher Lage mit den Gefässbögen. Sie trennt jede Kiemen-

spalte in zwei Teile, einen äusseren, der nach dem oben ausgeführten von der Einsenkung des Ectoderms herrührt, und einen inneren, der durch die Ausbuchtung des Darmlumens zu Stande gekommen ist. Diese Verschliessstelle erhält sich nach dem die Kiemenblätter schon aufgetreten sind, noch weiter, sogar bis zum Ausschlüpfen des Embryos aus der Eischale. Dadurch können wir mit Sicherheit entscheiden, ob die Kiemenblätter im äusseren oder im inneren Teil des Kanals auftreten. Ohne Ausnahme treten die Kiemenblätter ausserhalb der Verschlussstelle auf, weshalb sie eine ectodermale Herkunft haben müssen.

Die Entwickelung aller Knochenfischkeimen spielt sich genau so ab, wie bei der Forelle, deswegen ist es sicher anzunehmen, dass alle Knochenfische ectodermale Kiemen besitzen.

Leider stand mir gar kein Material von Ganoidfischen zur Verfügung, um auch hier zu sehen, ob die Kiemen dem Ectoderm oder dem Entoderm ihre Entstehung verdanken. In der Arbeit von Prof. B. Salenski. Ueber die Entwickelungsgeschichte der Acipenseriden Aapenser ruthenis (russisch), konnte ich recht wenig über die Entwickelung der Kiemen finden. Die Frage, ob die Kiemen ectodermal oder entodermal sind, lässt er unberücksichtigt. Aus den Abbildungen sieht man aber, dass auch hier im Anfang die Gefässbogen ganz in der Nähe des Epithels — Ectoderm — verlaufen (siehe Abbildung 127—129, Taf. XIV), und es ist sehr wahrscheinlich, dass sie auch ectodermal sind.

Die Entwickelung der Ganoidkiemen ist noch nicht verfolgt. Vollkommen ausgebildete Tiere haben einen Kiemendeckel und keine Scheidewände; in dieser Beziehung stimmen sie mit den Knochenfischen überein. Nach Fr. W. Müller legen sich bei den Ganoiden zwei neue Blutgefässe an, die die abführende Funktion übernehmen; in dieser Beziehung stimmen sie also mit den Selachiern überein. Ob aber die Ganoidfischkiemen eine Mittelstellung zwischen Selachier und Teleostiernkiemen halten, wie man gewöhnlich annimmt, lässt sich sehr schwer sagen, dazu ist eine nähere Verfolgung der Entwickelung der Ganoidfischkiemen notwendig.

Im Anschluss an meine Untersuchungen über Teleostier habe ich noch einige Beobachtungen über die Entwickelung der Selachierkiemen angestellt. Denselben zufolge verhält sich die Sache, wie es scheint, bei Selachiern genau so, wie bei den

Teleostiern. Hier treten die Kiemenblätter erst an den Rändern der Kiemenbogen, an den äussern Öffnungen der Kiemenspalten auf. Es bildet sich nicht erst die Scheidewand und dann die Kiemenblätter, sondern die beiden Reihen Kiemenblättchen und die Scheidewände treten unabhängig von einander auf, ja es legt sich sogar die Scheidewand ein wenig später als die Kiemenblätter an. Hier biegen sich die Kiemenschlingen bei ihrer Ausbildung nicht nach innen, sondern nach aussen um, und bildet jede Reihe für sich nach innen von dem primären Gefässbogen je ein neues Blutgefäss, welche die abführenden Gefässe werden. Das Material, das mir zur Verfügung stand, war leider keineswegs genügend. Ueber die Entwickelung der Selachierkiemen haben früher S. L. Schenk in Wien und Dohrn geschrieben. Schenk sagt, dass die Kiemenfäden, d. h. die äussern Kiemen, die sich später in bleibende Kiemen umwandeln (Dohrn), eine ectodermale Entstehung haben. Diese Annahme stützt sich aber nicht auf eigene Untersuchungen, sondern auf die früher allgemein herrschende Auffassung, dass das Ectoderm sehr tief in den Darmkanal hinabreiche, so dass nicht nur die äussere Seite der Kiemenbogen, sondern auch ihre innere Seite nur vom Ectoderm überzogen ist, und dass das Entoderm gar keinen Anteil an der Umhüllung der Kiemenbogen nimmt. Nachdem diese Auffassung sich als unrichtig erwiesen hat, ist die Begründung der Schenk'schen Annahme hinfällig geworden. Dohrn sagt in seinen Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, dass die Kiemen bei den Selachiern mit Entoderm überzogen sind; er nennt sie aber mesodermal, weil er dem Mesoderm die Hauptbedeutung zuschreibt. Wahrscheinlich ist es, dass die Kiemen auch hier ectodermale Entstehung haben, und dass sowohl die Teleostiern, als auch die Ganoiden und Selachier ectodermale Kiemen haben.

Gewöhnlich werden die Knochenfischkiemen von den Selachiernkiemen abgeleitet. Man nimmt an, dass infolge der Ausbildung des Kiemendeckels bei den Knochenfischen sich die Scheidewände, die bei den Selachiern von jedem Kiemenbogen entspringen, und dessen Kiemenblätterreihen voneinander trennen, rückgebildet haben. Diese Rückbildung hätte dann weiter zur Folge gehabt, dass statt zweier neuer Gefässe nur eines neu gebildet wird. Die Entwickelung der Knochenfischkiemen giebt

uns aber manche Thatsachen, welche nicht für eine unmittelbare Ableitung von den Selachierkiemen sprechen.

Wiederholen wir kurz die Hauptunterschiede in der Entwickelung der beiden Gruppen:

Bei den Selachiern entwickeln sich die Kiemenblätter an den Kiemenbogen, und dabei gleichzeitig mit ihnen die Scheidewände; bei den Teleostiern entwickeln sich erst die Septalwülste, und dann an ihnen die Kiemenblätter. Bei den erstgenannten Fischen biegen sich bei ihrer Ausbildung die Kiemenblattschlingen nach aussen um und bilden nach innen von dem primären Gefässbogen zwei neue Blutgefässe, die die abführende Funktion übernehmen. Bei den letztgenannten Fischen biegen sich die neugebildeten Schlingen nach innen um, und bilden nur ein einziges Blutgefäss, welches zum zuführenden wird. Die Radien der Teleostier liegen in den Kiemenblättchen und sind wie diese zweireihig angeordnet. Die Kiemenradien der Selachiern gehören den Septen an. Die Entwickelung der Knochenfischkiemen geht ganz einfach vor sich: es werden keine Gefässe oder dergleichen angelegt, um später rückgebildet zu werden, sondern die zuerst angelegten Teile bleiben dauernd bestehen.

So weisen die Selachierkiemen und Teleostierkiemen auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt, von dem sie sich eine jede in einer besonderen Weise und unabhängig von einander entwickelt haben.

Ausser den Fischen atmen noch die Amphibien während ihres Larvenlebens mit Kiemen. In dieser Klasse treten zwei Arten von Kiemen auf. Erstens die äusseren Kiemen (Hautkiemen), die bei den Urodelen während des Larvenlebens erhalten bleiben, hingegen bei den Anuren frühzeitig verloren gehen; und zweitens die inneren Kiemen, für welche man lange Zeit eine entodermale Abkunft annahm. Diese letzteren kommen nur bei den Anuren zur Ausbildung, und besorgen allein die Respiration, nachdem die äusseren Kiemen rückgebildet worden sind. Bei den Urodelen werden keine inneren Kiemen angelegt. Wie Götte, so ist auch Maurer zum Resultat gekommen, dass die äusseren wie die inneren Kiemen der Amphibien ectodermaler Herkunft sind. Maurer erblickt hierin einen wichtigen Unterschied zu den Fischen, denen er entodermale Kiemen zuschreibt. Wie Götte mit Recht hervorgehoben hat und meine Unter-

suchungen im einzelnen bewiesen haben, ist der von Maurer angenommene Unterschied nicht vorhanden, da auch die Fischkiemen ectodermaler Abstammung sind. Maurer's Angabe bei Amphibien weichen von den meinen bei den Teleostiern noch in einem Punkte ab. Nach ihm legt sich das neue Gefäss erst selbstständig an und tritt dann durch Schlingen in Verbindung mit dem primären Gefäss. Allerdings hat Maurer diesen Prozess nicht genau verfolgt, vielleicht kommt auch hier das neue Gefäss durch die Vereinigung der Kiemenblattschlingen zu Stande, wie bei den Teleostiern; bei den Amphibien legen sich die äusseren Kiemen an dem oberen Ende der Kiemenbogen an; bei den Fischen hingegen bilden sich die ersten Kiemenblättchen oberhalb der Mitte, nachträglich wachsen aber nach oben von diesen neue Blättchen heraus.

Ein sehr wichtiges Resultat der Maurer'schen Untersuchungen ist ferner der Nachweis, dass zwischen den äusseren Kiemen und den inneren Kiemen der Amphibien kein prinzipieller Unterschied ist. Die äusseren Kiemen sind nur stark entwickelte und frühzeitig aufgetretene innere Kiemen, sie liegen mit ihnen in einer Reihe.

Den Grund, warum bei den Amphibien sich provisorisch die sogenannten äusseren Kiemen entwickeln, um später durch die inneren Kiemen verdrängt zu werden, findet Maurer darin, dass die Amphibien keinen Dottersack besitzen, der vorübergehend eine respiratorische Funktion verrichten könnte, wie das bei den Teleostiern der Fall ist. Diese Annahme scheint mir vollkommen richtig zu sein.

Bei den Fischen legen sich die ersten Kiemenblätter über der Mitte des Kiemenbogens an, weil wahrscheinlich diese Stellen zur Respiration mehr begünstigt sind. Wenn also jetzt die Fische den Dottersack, der provisorisch eine respiratorische Funktion verrichtet, verloren hätten, und dadurch sich eine Notwendigkeit von provisorischen Kiemen entwickelt hätte, so müssten sie sich an solchen Stellen entwickeln, die am besten zur Respiration geeignet sind. Das Auftreten der ersten Kiemenblättchen giebt uns einen Wink, wo die betreffende Stelle ist. Diese Möglichkeit ist bei den Amphibien gegeben. Hier fehlt der Dotter, es sind also frühzeitig die Kiemen unentbehrlich; sie treten auch in der That an der Stelle auf, wo ungefähr bei den Fischen die erstkn Kiemenblättchen sind.

Die äusseren Kiemen der Urodelen erreichen eine stattliche Ausbildung und sind mit Hilfe der Haut und Darmatmung, die bei den Amphibien so stark verbreitet ist, vollkommen im Stande, allen Respirationsbedürfnissen während des ganzen Larvenlebens zu genügen, deswegen wird die weitere Entwickelung der übrigen Blättchen nicht notwendig. Bei dem anderen Teil der Amphibien, bei den Anuren, bilden sich erst die äusseren Kiemen, diese können aber nicht die stattliche Entfaltung wie bei den Urodelen erreichen, weil dies vom Kiemendeckel verhindert wird.

Von dem gewonnenen Standpunkt aus komme ich auf die Kiemen der Dipneusten zu sprechen.

Bekanntlich besitzt Protopterus dauernd, Lepidosirer und Polypterus auf jungen Stadien büschelförmige Hautkiemen wie die Urodelen. Nach meinen Auseinandersetzungen kann es wohl nicht zweifelhaft sein, dass Dipneusten und Gonoiden in der Entwickelung ihrer inneren Kiemen von den übrigen Wirbeltieren keine Ausnahme machen, dass somit ihre innere Kiemen ebenfalls ectodermal sind. Dann gilt sicher für sie das Gleiche, wie für die Anuren; die Hautkiemen sind die frühzeitig und stark entwickelten oberen Enden des Kiemenapparates. Wir haben für diese Auffassung um so mehr recht, als auch die gleichen Bedingungen gegeben sind, welche bei den Amphibien die frühzeitig starke Entwickelung der Hautkiemen nötig machen; es fehlt der Dotterkreislauf und damit das wichtige Atmungsorgan für das Larvenalter. Diese Erwägungen haben systematisches Interesse. Man hat somit die äusseren Kiemen der Dipneusten als Beweis für eine nähere Verwandtschaft mit den Amphibien herangezogen. Dazu liegt kein Grund vor. Offenbar liegt in beiden Fällen die Wirkung konvergenter Züchtung vor, in beiden Fällen haben sich die Kiemen, welche bei allen Wirbeltieren einander homolog sind, an bestimmten Stellen aussergewöhnlich entwickelt, um den Mangel des Dotterkreislaufs auszugleichen.

Bevor ich meine Arbeit schliesse, fühle ich mich verpflichtet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Richard Hertwig für die in reichem Maasse empfangene Anregung und Unterstützung innigst zu danken. Der Bayer. Landesfischzucht-Anstalt in Starnberg danke ich für das mir in lieberalster Weise zur Verfügung gestellte Material.

München, Ende Mai 1901.

Nachtrag.

Meine Arbeit war schon abgeschlossen, als ich die Abhandlung von Götte über die Kiemen der Fische bekommen habe, so dass ich sie nicht mehr berücksichtigen konnte. Eine Umarbeitung schien mir überflüssig zu sein, weil wir im Grossen und Ganzen übereinstimmen. Es freut mich sehr, dass meine Beobachtungen sich als richtig erweisen und dass ich die Angaben Götte's bestätigen kann.

Bezüglich seiner Behauptung, dass die Spritzlochkieme eine entodermale Herkunft hat, habe ich zu bemerken, dass die Bilder, welche ich erhalten habe, zunächst für diese Auffassung sprechen. Ich halte sie aber nicht für beweiskräftig. Offenbar liegen in der Gegend des Spritzlochs sehr komplizierte Verhältnisse vor. Wie ich schon früher erwähnt habe, kommt die Kiemenspalte zwischen dem Hyoidbogen und dem ersten Kiemenbogen in etwas anderer Weite zu Stande, als die übrigen Kiemenspalten. Hier findet nämlich sehr früh eine Einsenkung des Ectoderms in das Mesoderm statt; wie erwähnt, war dieser Prozess bei meinen allerjüngsten Stadien von 25 Tagen vollzogen. Ich fand überall eine starke Einsenkung zwischen dem Hyoidbogen und dem ersten Kiemenbogen, die den ersteren umgreift und in Communication mit dem Spritzloch steht. Vielleicht findet hier bei den früheren Larvenstadien eine grosse Umwälzung statt, die uns berechtigt, einen gewissen Zweifel an der entodermalen Entstehung der Spritzlochkieme zu hegen.

Ich habe daher die Verhältnisse des Spritzlochs zunächst nicht berücksichtigt, hoffe aber in einer späteren Arbeit auf sie zurückzukommen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI und XXII.

Allgemeine Zeichen.

abfg.	= Abführendes Gefäss	*pkb.*	= primäres Kiemenblatt
ch.	= Chorda	*skb.*	= sekundäres Kiemenblatt
D.	= Darm	*spl.*	= Spritzloch
ect.	= Ectoderm	*spw.*	= Septalwulst
Kn.	= Knochen	*zfg.*	= zuführendes Gefäss
Kr.	= Kiemenradien	*I. Kb.*	= Erster Kiemenbogen
Ksp.	= Kiemenspalte	*II. Kb.*	= Zweiter Kiemenbogen
lg.	= Lymphgefässe	*III. Kb.*	= Dritter Kiemenbogen
m.	= Mesoderm	*IV. Kb.*	= Vierter Kiemenbogen.

1. Querschnitte durchd ie Kiemen-Region: a) durch das Spritzloch, b) durch die zweite Kiemenspalte.
2. Horizontallängsschnitt durch die Kiemen-Region nur die linken drei Kiemenbogen gezeichnet.
3, 4. 5, 6, 7, 8,9. Querschnitte durch Kiemenbogen von verschiedenem Alter.
10. Längsschnitt durch einen Kiemenbogen senkrecht der Kiemenblättchen.
11, 12, 13. Schematische Darstellung von der Entstehung des zuführenden Gefässes.
14, 15. Querschnitte durch Kiemenbogen von etwas älteren Embryonen.
16. Längsschnitt durch einen Kiemenbogen parallel mit den Kiemenblättchen.
17. Querschnitt durch ein junges Kiemenblatt.
18. Längsschnitt desgleichen.
19. A. B. C. Drei aufeinander folgende Querschnitte durch ein Kiemenblatt, zur Zeit der Ausbildung der sekundären Kiemenblättchen.
20. A. B. C. D. Vier aufeinander folgende Schnitte durch zwei nebeneinander stehende Kiemenblätter von etwas älterem Stadium.
21. A. B. C. D. Dasselbe von einer weiteren Entwickelung.
22. A. B. C. D. Dasselbe von einer ziemlich vollkommenen Entwickelung.
23. Längsschnitt durch ein Kiemenblatt desselben Alters, gleichzeitig auch die sekundären Kiemenblättchen treffend.
24. Querschnitt durch einen Kiemenbogen desselben Alters.

Literaturverzeichnis.

1. Rathke, Heinrich: Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Doropat 1829.
2. Baer, Karl Ernst: Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische nebst einem Anhange über die Schwimmblase.
3. Dohrn, A.: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers (IV Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, Bd. V).
4. Maurer, F.: Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei den Teleostiren.
5. Müller, F. W.: Ueber die Entwickelung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus.
6. Schenk, S. H: Die Kiemenfäden der Knorpelfische während der Entwickelung (Sitzungsberichte der matemat.-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften XXI. Band, II. Abt. 1875.
7. Salenski: Ueber die Entwicklungsgeschichte der Acipenreriden Acipenser rutenus Kazans 1880 (russisch).
8. Goette A.: Die Entwickelungsgeschichte der Unke.
9. Derselbe: zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierkiemen, Zoolog. Anz. I, 1878.
10. Wiedersheim: Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere 1898.
11. Plehn, Marianne: Zum feineren Bau der Fischkiemen (Vorläufige Mitteilungen), Zoolog. Anzeiger Bd. XXIV, No. 648.

Zur Entwicklung der Ringmuskelschicht an den Bronchien der Säugetiere.

Von

W. Kotzenberg, Würzburg.

Hierzu Tafel XXIII und 2 Textfiguren.

Seit langem sind an den primitiven Bronchien von Säugetierembryonen glatte Muskelfasern bekannt, welche dicht unter dem Epithel liegen, sehr frühzeitig auftreten und die einzige Hülle der Bronchien bilden. Sie wurden von Kölliker (1) an Kaninchenembryonen und von Stieda (4) an Schafembryonen beschrieben.

Ersterer konnte sie an seinem Untersuchungsobjekt bereits am 14. Tage nachweisen, zu einer Zeit, wo wohl an der Speiseröhre, nicht aber an der Darmwand sich Muskelfasern schon vorfanden.

Kölliker sprach damals die Vermutung aus, dass diese Faserhaut möglicherweise aus dem Entoderm enstanden sein könnte, da diese Zellen direkt dem Epithel angelagert erscheinen.

Es schien mir nun nicht unwert, diesem Gegenstand mit den Mitteln der modernen verbesserten Technik näher zu treten, um so mehr, als in einer kürzlich erschienenen Arbeit von Szili (5) die Frage der Unterscheidungsmöglichkeit zwischen epithelialen und mesodermalen glatten Muskelzellen erneut angeschnitten wurde, ja sogar die Vermutung ausgesprochen wurde, es sei vielleicht möglich, noch „manche andere oder gar alle glatte Muskelelemente auf epithelialen Ursprung zurückzuführen."

Material und Methode.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden angestellt an Serien von Mäuseembryonen. Für die Wahl der Maus war ausschlaggebend, dass einerseits dieses Tier besonders grosse Elemente hat, andererseits die Beschaffung des Materials keine besonderen Schwierigkeiten bietet und die Serien nicht zu umfangreich wurden.

Die Embryonen wurden durchgehends in Zenker'scher Flüssigkeit konserviert, mit Boraxkarmin durchgefärbt und nach voraufgegangener Paraffineinbettung in lückenlose Serien zerlegt. Vor der Einbettung wurden die Objekte in auffallendem Licht bei 10—15facher Vergrösserung photographiert, und beziehen sich die Längenmaasse also auf die Grösse nach der Fixierung. Die Serien wurden nachträglich mit Haematoxylin und Eosin gefärbt.

Die Durchfärbung mit Boraxkarmin bietet den Vorteil, dass die Präparate jederzeit später eine nachträgliche Kernfärbung mittelst einer beliebigen Farbe gestatten, während sie sonst nach Konservierung in Zenker- und anderen Chromsäuregemischen nach kurzer Zeit schon ihre Färbbarkeit bekanntlich verlieren. Die Figuren wurden von dem Anatomiezeichner, Herrn Freitag, mit dem Abbé'schen Zeichenapparat entworfen.

Bevor ich zur Beschreibung der eigentlichen Untersuchung übergehe, möchte ich mir noch einige kurze Bemerkungen über die erste Anlage der Lunge überhaupt erlauben.

Willach (8) hat ziemlich eingehend die erste Anlage der Lunge bei Mäusen beschrieben. Seit dem Erscheinen dieser Abhandlung ist eine ganze Reihe von Arbeiten namentlich über die bereits vorher, besonders von Aeby (9) und His (6) behandelte Frage: dichotomische oder monopodische Verzweigung der Bronchien erschienen, die eine ausführliche Zusammenstellung durch Lühe (10) gefunden haben. Seitdem ist noch das grosse Werk von Narath (11) veröffentlicht worden, durch das mir diese Streitfrage wohl endgültig im Sinne der Dichotomie entschieden zu sein scheint[1]). Trotzdem möchte ich zur kurzen Orientierung Abbildungen zweier Lungenanlagen geben, wie ich sie aus Rekonstruktionen gewonnen habe, muss es mir aber versagen, auf die genannte Frage näher einzugehen, da das den Rahmen dieser Arbeit überschreiten würde.

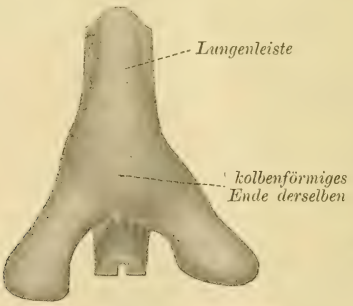
Die erste Anlage der Lunge bei mus decumanus beschreibt Willach (8) in der Weise, dass zuerst an der Stelle, an welcher später die Lunge auftritt, sich eine Verdickung des Epithels des Vorderdarms findet, welche aus einer Vermehrung der Zellen dieser Schicht und Anordnung zu meheren Reihen bestand. Es

[1]) Die Arbeit war mir leider nicht im Original, sondern nur im Referate zugänglich.

beginnt dann die Bildung der Lungenleiste (nach Kölliker), indem der ventrale Teil des Vorderdarmes sich vorwölbt. Im nächsten Stadium zeigte sich jederseits am unteren Ende dieser Lungenleiste eine taschenförmige Ausstülpung des Vorderdarmes die aber mit demselben in weit offner Verbindung standen."

Ich kann diese Angaben Willachs bestätigen und möchte noch einiges über die weitere Entwicklung (Stadien die Willach fehlten) hinzufügen.

In dem Stadium, welches die untenstehende Figur 1, welche aus einer Rekonstruktion[1]) auf Papier gewonnen wurde, darstellt, finden wir die oben beschriebenen „primären Lungenbläschen" bereits zu primären Bronchialröhrchen ausgewachsen, welche auch auf dieser Entwicklungsstufe mit dem Vorderdarm noch in offner Verbindung stehen. Man sieht auf der Figur deutlich die bereits von Kölliker (3a) und anderen beschriebene kolbenförmige Erweiterung des unteren Endes der Lungenleiste. Aus ihr wachsen die beiden primitiven Bronchialröhrchen hervor, welche an ihrer Abgangsstelle etwas verengt, an ihren Enden bläschenförmig erweitert erscheinen. Der rechte Bronchus ist dabei grösser und bereits besser ausgebildet als der linke, was auch Willach bereits bei seinen früheren Stadien konstatieren konnte.



Figur 1.

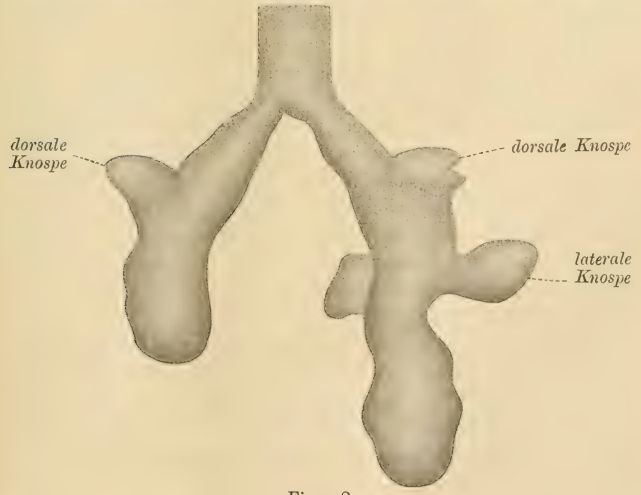
Rekonstruktionsbild der Lungenanlage bei einem ca. 2 mm langen Mausembryo. Ventralansicht. Vergr. 150 : 1.

[1]) Die Richtigkeit der Rekonstruktion wurde später noch durch die Born'sche Plattenmethode bestätigt.

Im mikroskopischen Bilde erscheint das Epithel der Lungenleiste als ein geschichtetes (mehrreihiges?), während das des dorsalen Teiles des Vorderdarmes einschichtig ist und kubische Zellen führt. In den Bronchialröhrchen jedoch ist bereits ein schönes hohes einreihiges Cylinderepithel entstanden. Eine Hülle der Bronchien ist noch nicht vorhanden; dieselben erscheinen vielmehr eingestülpt in das Speiseröhre und Lungenanlage gemeinsam umgebende Mesoderm.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung beginnt dann die Trennung der Trachea vom Oesophagus, indem die beiden Ränder der Verbindungsspalte miteinander verwachsen. Diese Trennung geht ziemlich langsam vor sich, so zwar, dass bei einem Embryo von 5 mm Länge die Lungenleiste sich immer noch auf 57 Schnitte bei 0,005 mm Schnittdicke, also über 0,28 mm erstreckte.

Die weitere Entwicklung zeigt Figur 2, in welcher die Verhältnisse der weiteren Bronchialverzweigung sichtbar sind und die ihrerseits für einen Beleg der dichotomischen Teilung gelten



Figur 2.
Rekonstruktionsbild der Lungenanlage bei einem 6,4 mm langen Embryo. Dorsalansicht. Vergr. 100 : 1.

kann, wenn man erstens die Anschwellungen beachtet, welche an den Abgangsstellen der Seitensprosse noch sichtbar sind und zweitens die Veränderung der Wachstumsrichtung des Stammbronchus nach dem jedesmaligen Abgang der Seitensprossen. Der rechte Bronchus zeigt je eine Knospe dorsal, lateral und ventral gerichtet, während der linke erst eine dorsale Knospe erkennen lässt. Wir können auch hier wieder ein Ueberwiegen des rechten Bronchus über den linken konstatieren. Der weitere Ausbau der Lunge ist von verschiedenen Autoren [siehe Lühe (10)] besonders von His (6) und Narath (11) für den Menschen und die Säugetiere zu genau beschrieben, um nochmals darauf eingehen zu können.

Gehen wir nun zur Betrachtung der mikroskopischen Befunde der einzelnen Serien über, so kann ich das in der Hauptsache bereits beschriebene erste Stadium übergehen, da es nichts Wesentliches zur Frage der Abstammung der Bronchialmuskulatur zeigt.

Das nächst ältere Stadium stammt von einem Embryo von mm Steiss-Nackenlänge: die Schnittdicke betrug 0.005 mm. Figur 1 der Tafel stellt einen Querschnitt des linken Stammbronchus dar, von dem einen Teil in stärkerer Vergrösserung die Figur 2 wiedergibt.

Man sieht das Bronchialröhrchen durch eine scharfe Linie von dem umgebenden Mesenchym abgegrenzt. Das Röhrchen besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen hohe cylindrische Zellen offenbar in lebhafter Teilung begriffen sind. Die Kerne haben eine rundlich-ovale Form und liegen meist an der Basis der Zellen, scheinen jedoch beim Teilungsprozess an die Oberfläche des Lumens zu rücken, wie das ja auch von den Epithelzellen der Lieberkühn'chen Krypten bekannt ist. Das Protoplasma dieser Epithelzellen ist hell: ihre Längsaxe steht radiär zur Achse des Bronchus.

Man sieht im Epithel drei verschiedene Stadien der Zellteilung und zwar bei a) einen Mutterstern, bei b) Tochterstern und bei c) haben sich die Kerne bereits getrennt, liegen aber noch dicht beieinander. Es handelt sich dabei um eine Vermehrung der Epithelzellen selbst, die bedingt ist durch das starke Wachstum der Bronchien.

Würden diese Teilungsvorgänge aber auf die Bildung einer aus dem Epithel hervorgehenden Hülle

der Bronchien hindeuten, so müsste die Teilung in einer zu der beschriebenen senkrechten Richtung erfolgen; und es müsste die beschriebene scharfe Abgrenzung des Epithels an mindestens einer Stelle fehlen. Beides gelang in keinem Stadium der Entwicklung nachzuweisen.

Das Mesenchym ist vor allem ausgezeichnet durch eine grosse Anzahl von Kernteilungen, deren eine (bei X) derart gegen die Wand des Bronchus andrängt, dass es bei oberflächlicher Betrachtung aussieht, als entstamme sie dem Epithel. Figur 2 jedoch zeigt bei stärkerer Vergrösserung, dass sie thatsächlich dem Mesenchym angehört, indem die Epithelgrenze scharf im Bogen an ihr vorbeizieht. Im übrigen zeigen die Kerne des Mesenchyms in diesem Stadium noch kaum irgend welche Differenzierung ausser einigen, welche in der Nähe der eben beschriebenen Mitose liegen und eine längliche Gestalt aufweisen. (Vergl. Fig. 2).

Einen Umstand möchte ich noch nicht unerwähnt lassen, der jedoch in unserer Figur weniger hervortritt. Es ist das eine gewisse Neigung der dem Epithel zunächst gelegenen Kerne zu ringförmiger Anordnung um das Epithelrohr, während die weiter entfernten Kerne mehr ungeordnet durcheinander stehen. Es wird dies in Figur 3 einem um weniges älteren Stadium deutlicher zu Tage treten.

Figur 3 stammt von einem Embryo von 6,4 mm Länge; die Schnittdicke betrug 0,01 mm. Die Lungenanlage erstreckte sich über 62 Schnitte und weist rechts drei und links einen Seitenspross auf.

Am Oesophagus sind noch keine Muskelfasern differenziert Das Epithel des Bronchialröhrchens ist ein hohes, einschichtiges aber mehrzeiliges Cylinderepithel.[1]) Auch hier scheinen die Kerne zur Teilung nach dem Lumen zu wandern. Die obere Mitose (bei x) zeigt jedoch ein von dem oben beschriebenen abweichendes Verhalten, indem ihre Richtungsachse der Zellachse

[1]) Man erkennt hierbei den Effekt der in Fig. 1 beschriebenen starken Teilungsvorgänge im Epithel: Die Vergrösserung des Bronchus hat nicht Schritt gehalten mit der Vermehrung der Zellen, so dass diese sich übereinanderschieben. Weiter unten (in Fig. 5) werden wir das umgekehrte Verhalten bemerken.

parallel steht. Da ich jedoch weder in dieser noch in einer der anderen Serien ein solches Verhalten ein zweites Mal gesehen habe, so glaube ich diesen Umstand auf eine Verschiebung zurückführen zu dürfen, die mir durch das Vordrängen der der Mitose nach links zunächst gelegenen Epithelzellen bedingt zu sein scheint.

Die Abgrenzung des Epithels ist auch in diesem Stadium wiederum eine absolut scharfe.

Dagegen zeigt das Mesenchym bereits eine deutliche Veränderung gegenüber der Figur 1. Die Zellen erscheinen nämlich ringförmig um das Epithelrohr herum verdichtet: das Protoplasma ist an dieser Zone dunkler, und die Kerne liegen mit ihren Achsen konzentrisch um das Röhrchen herum angeordnet. In diesem dunkleren Ring sowohl, wie in seiner nächsten Umgebung finden sich sehr zahlreiche Mitosen. Die Kerne des Mesenchyms selbst zeigen noch keine bestimmte Form, doch glaube ich, in der besprochenen Zone mehr Zellen von länglicher Gestalt erkennen zu können, während das übrige Mesenchym mehr runde Kerne aufweist

Figur 4 stammt von einem Embryo von 8,7 mm Steiss-Nackenlänge. Die Schnittdicke beträgt 0,01 mm. Die Lungenanlage erstreckte sich über 78 Schnitte. Am Oesophagus sind bereits glatte Muskelkerne zu erkennen, jedoch noch keine Differenzierung in Schichten. Am Darm sind Muskeln nicht nachzuweisen.

Das Epithelrohr besteht aus hohen, mehrreihigen Cylinderepithel- dessen Kerne teilweise mehr nach dem Lumen zugerückt sind und auch in diesem Stadium noch ziemlich lebhafte Kernteilungen zeigen, die auch hier wieder in senkrechter Richtung zur Zellachse vor sich gehen. Die Abgrenzungslinie des Epithels gegen das Mesenchym ist auf allen Schnitten scharf und deutlich.

Das Mesenchym selbst besteht in grösserer Entfernung vom Epithel aus runden indifferenten Kernen; in der oben beschriebenen ringförmigen Verdichtungszone jedoch, das heisst in den dem Epithel zunächst liegenden Teilen des Mesenchyms sehen wir innerhalb eines Ringes von dunklerem Protoplasma nur noch vereinzelte runde Kerne liegen, während die meisten

Kerne eine schlanke, länglich ovale Form angenommen haben. Es kann nicht zweifelhaft sein, besonders wenn wir einen Vergleich mit Figur 5 anstellen, dass wir es hier bereits mit den Vorläufern der glatten Muskelkerne zu thun haben.

In Figur 5 haben wir einen Bronchus einer bereits gut entwickelten Lungenanlage vor uns. Dieselbe erstreckte sich bei einer Steiss-Nackenlänge des Embryo von 10,6 mm über eine Länge von 2,5 mm. Der Oesophagus zeigte bereits deutlich glatte Muskelfasern in schichtweiser Anordnung. Ebenso waren bereits am Darm glatte Muskeln zu erkennen.

Das Epithel des abgebildeten Bronchus bietet ungefähr dieselben Verhältnisse wie Figur 6. Wir haben hohe cylindrische Zellen vor uns, deren Kerne jedoch nicht mehr in so lebhafter Teilung begriffen sind, wie in den beschriebenen Stadien. Infolgedessen drängen die Zellen nicht mehr übereinander: das Epithel beginnt den Charakter eines einfachen einreihigen anzunehmen. Gegen das Mesenchym ist das Epithelrohr wieder durch eine scharf contourierte Linie abgegrenzt.

Naturgemäss hat man in diesem Stadium, an dem der Bronchialbaum bereits zahlreiche Verzweigungen aufweisst, häufig Schrägschnitte, auf denen dann diese Begrenzung verschwommen ist, doch wird man bei genauer Prüfung solche Stellen stets ohne Weiteres erkennen und ausschalten können.

Dicht unter dem Epithel findet sich ein Kranz von langen stäbchenförmigen Muskelkernen, welche mit ihrem dunkleren Protoplasma eine Hülle um das Bronchialrohr bilden. Auch die übrigen Zellen des Mesenchyms haben sich bereits soweit differenziert, dass um jeden Kern ein eigener Protoplasmahof sich gebildet hat.

Zusammenfassung.

Die Anlage der Lunge bei der Maus erfolgt bilateral durch Ausstülpung zweier Bläschen aus der rinnenförmig vorgebuchteten vorderen Schlundrohrwand. Erst wenn diese primären Lungenbläschen sich zu zwei primitiven Bronchien ausgewachsen haben, beginnt die Abschnürung der genannten Rinne vom Darmrohr und ihre Umwandlung in die Trachea.

Die Entwicklung der glatten Muskulatur der Bronchien geht sehr frühzeitig vor sich aus den dem Epithelrohr zunächst gelegenen Kernen des Mesenchyms. Sie wird eingeleitet durch eine ringförmige Schichtung der Mesenchymkerne um das Röhrchen und das Auftreten zahlreicher Mitosen in dieser Zone.

Zum Schlusse gestatte ich mir, Herrn Professor Stöhr für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie seine liebenswürdige Unterstützung bei Abfassung derselben meinen herzlichsten Dank zu sagen.

Literaturverzeichnis.

1. Kölliker: Hallenser Festschrift 1879, p. 119.
2. Derselbe: Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. 40, p. 206.
3. Derselbe: Gewebelehre, 6. Aufl., p 138.
3a. Derselbe: Entwicklungsgesch. d. Menschen und der höheren Tiere.
4. Stieda: Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 30, Suppl. p. 111
5. Szili: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten mit bes. Berücksichtigung des sphincter irid. des Menschen. Anat Anzeig. XX, Heft 7.
6. His: Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1887, p. 90.
7. O. Hertwig: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere.
8. Willach: Beiträge zur Entwicklung der Lunge bei Säugetieren. Osterwieck a. H., 1888.
9. Aeby: Der Bronchialbaum d. Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1880.
10. Lühe: Der Bronchialbaum der Säugetiere, Zool. Zentralblatt, 1901, 3/4.
11. Narath: Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Bibliotheca medica, Abt. A, Anatomie, 1901, Heft 3.

Figurenerklärung der Tafel XXIII.

Figur 1: Querschnitt durch den linken Stammbronchus eines 8,7 mm langen Mausembryo von 5 mm Länge. Vergr. 400.
Figur 2: Teil des Querschnitts von Fig 1. Vergr. 850.
Figur 3: Querschnitt durch den linken Stammbronchus eines 6,4 mm langen Mausembryo. Vergr. 400.
Figur 4: Querschnitt durch den rechten Hauptbronchus eines 8,7 mm langen Mausembryo. Vergr. 700.
Figur 5: Querschnitt durch ein Bronchialröhrchen eines 10,6 mm langen Mausembryo. Vergr. 900.

Aus dem Anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule in Dresden.
(Prof. Dr. Baum.)

Vergleichende Untersuchungen über den mikroskopischen Bau der Lymphdrüsen von Pferd, Rind, Schwein und Hund.

Von
Johannes Richter.

Hierzu Tafel XXIV und XXV.

Die in das Lymphgefässsystem eingeschalteten Lmyphknoten oder Lymphdrüsen sind, wie die reiche Litteratur beweist, häufig Gegenstand makroskopischer und mikroskopischer Untersuchungen gewesen. Hierbei dürften die Lymphdrüsen unserer Haussäugetiere zum Teil wohl nur deshalb in den Rahmen der Forschung hereingezogen worden sein, weil die an und in ihnen gefundenen Verhältnisse ein Mittel für den Zweck der Klarlegung des Baues der menschlichen Lymphknoten bilden sollten. Und so kann es nicht Wunder nehmen, dass trotz der zahlreichen und von den verschiedensten Seiten vorgenommenen Untersuchungen die Kenntnisse über die Lymphdrüsen der Tiere immer noch bedeutende Lücken aufweisen, und zwar namentlich deshalb, weil in der Regel nur die bequem aufzufindenden und besonders grossen Lymphdrüsen bei den Untersuchungen bevorzugt worden sind. Die durch die Betrachtung einzelner Drüsen erzielten Ergebnisse sind dann stillschweigend als für die Gesamtheit der Lymphdrüsen gültig angenommen worden. Hierbei macht sich der Mangel eines alle Lymphdrüsengebiete gleichmässig umfassenden Vorgehens deutlich fühlbar. Diese Thatsachen veranlassten Herrn Prof. Dr. Baum, Professor der Anatomie an der Königlichen Tierärztlichen Hochschule zu Dresden und Vorstand des anatomischen Instituts, mich mit der vergleichend-histologischen Untersuchung der Lymphdrüsen aller Körperregionen von Pferd, Rind, Schwein und Hund zu betrauen. Diese Arbeit wurde von mir in Leipzig begonnen und im anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule in Dresden fortgesetzt und beendet. Für Ueberlassung des Themas, sowie für die liebenswürdige Anregung und wissenschaftliche Förderung gestatte ich mir, Herrn Prof. Dr. Baum, meinem hochverehrten Lehrer, meinen herzlichen, tiefempfundenen Dank auch an dieser Stelle auszusprechen.

Es handelt sich in nachstehender Arbeit um Beantwortung der Fragen:

1. Bestehen histologische Unterschiede zwischen den verschiedenen Stellen des Körpers entnommenen Lymphdrüsen von Tieren derselben Gattung, und welcher Art sind diese Unterschiede?
2. Wodurch unterscheiden sich die Lymphdrüsen der Vertreter von verschiedenen Tiergattungen — Pferd, Rind, Schwein, Hund — in Bezug auf ihren histologischen Bau?

G. Eckard (1) konnte Strukturunterschiede zwischen den äusserlichen und den im Innern des Körpers liegenden Drüsen nicht finden. Die späteren Autoren stehen in der Hauptsache auf einem anderen Standpunkte. So schreibt z. B. F. v. Recklinghausen (2): „Die Lymphdrüsen zeigen sowohl bei den verschiedenen Tiergattungen, wie auch in einem und demselben Individuum einen verschiedenen, anscheinend schwer zu definierenden Bau.“ In ähnlichem Sinne sprechen sich His (3), Teichmann (4), Kölliker (5 und 6), Frey (7) u. a. aus, deren Ausführungen zum Teil noch heranzuziehen sein werden. In den bisher erschienenen einschlägigen Abhandlungen konnten nur Mitteilungen gefunden werden, welche über einzelne bestimmte Lymphdrüsen vom Standpunkte der Histologie gemacht sind. Diese Mitteilungen beschränken sich fast ausschliesslich auf Befunde in den Axillar-, Inguinal- und Mesenterialdrüsen von Rind und Hund; nebensächlicher werden einzelne Lymphdrüsen von Pferd, Schwein und anderen Tieren betrachtet.

Die von mir angestellten Untersuchungen haben dagegen in erster Linie den Zweck, alle Lymphknotengebiete des Körpers von Pferd, Rind, Schwein und Hund gleichmässig zu berücksichtigen. Die Wahl der zu untersuchenden Lymphknoten wurde im wesentlichen bestimmt durch die in der vergleichenden Anatomie von Ellenberger und Baum (8), sowie in der Anatomie des Hundes derselben Autoren (9) befindliche Einteilung der Glandulae lymphaticae, sodass folgende Drüsen in Betracht kommen, von denen für den Hund nur die mit * versehenen in dem betreffenden Abschnitt berücksichtigt werden können:

1. *submaxillare Lymphknoten, Lymphoglandulae submaxillares,
2. *retropharyngeale Lymphknoten, Lg. retropharyngeales,
3. *obere, Lg. cervicales craniales,
4. *mittlere, Lg. cervicales mediae,
5. *untere Halslymphdrüsen, Lg. cervicales caudales,
6. *Bug-, Lg. cervicales superficiales,
7. Ellenbogen-, Lg. cubitales (nur beim Pferd vorhanden),
8. *Achsel-, Lg. axillares,
9. *Kniekehlen-, Lg. popliteae,
10. *Kniefalten-, Lg. subiliacae externae,
11. *Scham-, Lg. inguinales superficiales,
12. Leistendrüsen, Lg. inguinales profundae,
13. Lymphknoten der Brustwand, Lg. thoracis,
14. Mittelfell-, Lg. mediastinales,
15. *Bronchial-, Lg. bronchiales,
16. * Lenden-, Lg. lumbales,
17. *Nierendrüsen, Lg. renales,
18. *mediale Darmbein-, Lg. iliacae internae,
19. laterale Darmbeindrüsen, Lg. iliacae externae,
20. *Lymphknoten der Leber, Lg. hepaticae,
21. der Milz, Lg. lienales,
22. *des Magens, Lg. gastricae,
23. *des Gekröses, Lg. mesentericae, mit denen
24. des Dünndarmes und
25. *des Dickdarmes.

Die von frisch getöteten Tieren stammenden Drüsen wurden in Alkohol gehärtet — die kleineren in ihrer Totalität, die grösseren in Scheiben zerlegt —, in Paraffin eingebettet, nach der von Lee und Mayer (10) angegebenen Methode mit reinem Wasser auf Objektträger aufgeklebt, in stark verdünnter Hämatoxylin- und Eosinlösung gefärbt und nach der üblichen Behandlung mit Alkohol und Xylol in Canadabalsam eingeschlossen. Sämtliche Schnitte gestatten somit Einblick in die natürlichen Verhältnisse, soweit dies bei präparierten Objekten möglich ist.

Pferd.

Zu den mikroskopischen Untersuchungen über die Lymphdrüsen des Pferdes wurde das Material aus den 25 verschiedenen Drüsengebieten von drei ganzen Tieren verwendet, sowie eine

grössere Anzahl von Schnitten. Diese waren von mir aus Lymphknoten angefertigt, welche gleichfalls aus den 25 Regionen allerdings verschiedener Pferde stammten. Aus dem Studium der mikroskopischen Präparate hat sich für den Bau der Lymphdrüsen des Pferdes folgendes ergeben.

I. Gerüstsubstanz.

Die Hülle und das grobe Stützgerüst der Pferdelymphdrüsen bestehen wie bei allen Lymphdrüsen aus fibrillärem Bindegewebe und eingestreuten glatten Muskelfasern. In verschiedenen Drüsen finden sich in diesen Bindegewebszügen Maschen von ca. 8 μ Weite, wie schon Sussdorf (11) angiebt; in diese Maschen sind Lymphzellen eingelagert. Das Septensystem ist beim Pferde sehr schwach in der Rindensubstanz entwickelt, stärker tritt es in der Marksubstanz auf. Ganz besonders hervorgehoben zu werden verdient, dass die Dicke der Hülle und die Stärke der Trabekeln bei den einzelnen Lymphdrüsengruppen bedeutenden Schwankungen unterworfen sind. Auf diese Thatsache hat zwar im allgemeinen schon Frey (12) aufmerksam gemacht; denn er schreibt: „Zahlreiche Beobachtungen bei verschiedenen Säugetieren haben nun zwar viele untergeordnete Variationen, aber keine wesentlichen Verschiedenheiten ergeben. Die Kapsel erscheint bald stärker, bald feiner.“ Weiter sagt er: „Die Mächtigkeit der Scheidewände wechselt indessen sehr. So sind bei den Gekrösdrüsen mancher Säugetiere die Scheidewände gleich den Kapseln auffallend feiner als z. B. bei den mehr äusserlich gelegenen Lymphdrüsen.“ Durch meine Untersuchungen können diese Angaben zum Teil bestätigt, vor allem aber erheblich erweitert werden. Eine statistische Zusammenstellung hat nämlich betreffs der Zunahme der Stärke der Hülle und der Trabekeln eine gewisse Steigerung für die verschiedenen Lymphdrüsen jedes einzelnen Individuums derart ergeben, dass man die Lymphknoten, ungefähr wie folgt, ordnen kann. Zu der Gruppe, bei welcher Kapsel und Septen am wenigsten entwickelt sind, gehören die Leber- und Milzdrüsen, diejenigen des Magens und Darmkanals, sowie die Bronchial- und Mediastinaldrüsen. Gerüstreicher sind gewöhnlich schon die Lenden- und Nierendrüsen, und dann folgen im Verhältnis der Zunahme der Gerüst-

substanz etwa die inneren und äusseren Darmbeindrüsen, ferner die Lymphknoten des Kehlkopfs, der Brustwand und die Submaxillardrüsen. Ihre stärkste Entwicklung finden Kapsel und Septen in der Regel bei den Bug-, Scham- und Leistendrüsen, den Lymphknoten des Halses und endlich den Kniekehlen-, Ellenbogen-, Kniefalten- und Achseldrüsen.

Bezüglich der Kapsel lässt sich Bemerkenswertes weiter nicht sagen, aber in Hinsicht auf die Trabekeln sei noch folgendes hinzugefügt. Die von der Kapsel abzweigenden Septen sind nämlich bei den dem Darmkanal und seinen Anhängen zugehörigen Drüsen, sowie den Bronchial- und Mediastinaldrüsen auf Normalschnitten entweder nicht oder nur vereinzelt zu sehen. — die Kapsel zeigt bisweilen nur die Andeutung einer Scheidewand durch eine geringe Verdickung —, oder die Septen sind sehr schwach und schmal, während in Schnitten der Inguinal-, Hals- und anderen Muskellymphdrüsen häufig von der Kapsel breite Septen die ganze Drüse durchsetzen oder wenigstens durch starke Querschnitte als solche sich zu erkennen geben. Diese beiden Gruppen stehen sich direkt gegenüber; die Brücke zwischen ihnen schlagen die den Wandungen der beiden grossen Körperhöhlen anliegenden Lymphknoten. Dieses Verhältnis zeigt sich auch bei älteren Tieren ausgeprägt; es kommt bei diesen vielleicht eher noch schärfer dadurch zum Ausdruck, dass die an sich gerüstreichen Organe der äusseren Drüsenregionen rascher der senilen Bindegewebsneubildung anheimfallen. Wenigstens scheint diese Annahme auf Grund der Präparate, die von einem ungefähr 25jährigen Pferde stammen, berechtigt zu sein.

Im engsten Zusammenhange mit dem Gerüstwerk steht das Hilusstroma, jedoch machen die in dessen Auftreten vorkommenden Schwankungen eine eingehendere Erörterung notwendig. Es ist schon verschiedentlich darauf hingewiesen worden, dass ein Hilus durchaus nicht allen Drüsen eigen ist. Sussdorf schreibt z. B.: „Ein eigentliches Hilusstroma, wie das allgemeine Schema der Drüsen ein solches lehrt, findet sich durchaus nicht bei allen Tieren gleichmässig entwickelt vor.“ An der Hand der von mir angefertigten Präparate konnte nun festgestellt werden, dass nur bei ca. 60% der Lymphdrüsen des Pferdes ein Hilus vorhanden ist; bei ungefähr 40% derselben war die Einsenkung des Hilusstromas deutlich zu er-

kennen (cf. Fig. 1, h.), d. h. die Gestalt der Drüsen näherte sich dadurch der der Nieren; bei 20% war die Einsenkung weniger scharf ausgeprägt und der Hilus war mehr durch eine die Gefässe führende Verstärkung der Kapsel angedeutet. Bei den übrigen Drüsen war nur an einer der schwach konvexen Seiten der Ein- bezw. Austritt der Blut- bezw. Lymphgefässe zu erkennen. Diese Variationen erstreken sich nach meinen Untersuchungen gleichmässig auf alle Lymphdrüsengebiete, sodass eine Einteilung nach dem Vorhandensein oder Fehlen des Hilus nicht aufgestellt werden kann.

Auch die Entwickelung der bindegewebigen Masse des Hilus, falls ein solcher eben da ist, ist bei den einzelnen Lymphdrüsen verschieden, worauf schon Frey aufmerksam macht; denn er schreibt in seinem Handbuch: „Dieselbe zeigt die allerbeträchtlichsten Schwankungen. Während sie nämlich an manchen innern Lymphknoten nur höchst unbedeutend getroffen oder geradezu vermisst wird, kann sie an anderen, namentlich äusserlich gelegenen, eine gewaltige Mächtigkeit erlangen, sodass sie das lymphoide Gewebe der Marksubstanz zu verdrängen beginnt.“ Die Befunde von Frey werden durch meine Untersuchungen in der Hauptsache bestätigt, nur muss ich hervorheben, dass, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, das Hilusstroma auch äusserlich gelegenen Drüsen fehlen kann. Dass es aber bei diesen an Stärke demjenigen der im Innern befindlichen Drüsen häufig überlegen ist, hängt einfach damit zusammen, dass eben im allgemeinen bei ersteren Hülle und Gerüst reichlicher ausgebildet sind. Hier dient das Hilusstroma vorzüglich als Gerüstsubstanz, indem es oft hoch in die Drüse aufsteigt und sich weit verzweigt, wobei scharf begrenzte, zum Teil abgeschlossene Räume und Spalten gebildet werden, welche die Lymphoidmassen in sich aufnehmen. (cf. Fig. 2, hs u. r[1]). Es ergänzt also das Hilusstroma in diesen Lymphdrüsen das von der Kapsel abgehende Septensystem in den zentralen und in den in der Nähe des Hilus gelegenen Partien namentlich jener Drüsen, die über ein stärkeres Gerüst verfügen. Bei einigen Lymphknoten trennt sogar das Hilusgewebe die Drüsensubstanz in zwei Teile, die dann zu beiden Seiten des gefässreichen Stranges liegen, indem es das Parenchym vollkommen durchdringend an die Oberfläche tritt

und sich hier beiderseits in die Kapsel fortsetzt, was bei Lymphdrüsen ohne Hilusstroma natürlich unmöglich ist.

II. Parenchym.

Die lymphoiden Gebilde der Drüsen, welche bekanntermassen von der Gerüstsubstanz durch die Lymphwege getrennt sind, haben zuerst durch Brücke (13) eine Scheidung in Rinde und Mark erfahren. Indem er zugleich Bezug nimmt auf die verschiedene Verteilung beider Substanzen, schreibt er in der Denkschrift: „Die Marksubstanz besitzt relativ zur Rindenschicht eine sehr verschiedene Ausdehnung je nach der Spezies und dem Alter, vielleicht auch je nach dem aktuellen Zustande des Individuums. Bei Menschen, Hunden und Schafen ist sie verhältnismässig bedeutend.“ Dass eine derartig strenge Scheidung in Rinden- und Markschicht den Verhältnissen durchaus nicht immer entspricht, ist hinlänglich bekannt, da sich eine „Schichtung“ nur in seltenen Fällen nachweisen lässt. Doch ist es aus Gründen der Zweckmässigkeit und der besseren Verständigung nicht zu umgehen, von Rinden- und Mark-„substanz“ zu sprechen. Das Verhältnis beider zu einander ist nun beim Pferd ein denkbar verschiedenes. Das ist das Hauptergebnis der Untersuchungen meiner Schnitte. In manchen Drüsen findet man ein breit zusammenhängendes lymphoides Gewebe, welches fast nicht einmal Andeutungen von Lymphsträngen erkennen lässt, und in völligem Gegensatz hierzu stehen andere Drüsen, welche nur aus Marksubstanz zu bestehen scheinen, und zwar treten solche Bilder auch in den zur Längsachse der Drüse senkrecht gelegten Schnitten auf, nicht nur in Flachschnitten, bei denen dieses Verhältnis leichter denkbar ist. Zwischen den beiden Extremen liegt die grosse Masse der Fälle, wo beide Substanzen zu erkennen sind.

a. Rindensubstanz.

Bei der überwiegenden Zahl der Lymphdrüsen des Pferdes findet man eine wohl ausgeprägte Rindensubstanz. Sie nimmt im allgemeinen mehr die peripheren Regionen des Lymphknotens ein; doch kommen viele Abweichungen von diesem Schema vor, auf welche bei Besprechung der Marksubstanz noch näher eingegangen werden soll, weil sich an jener Stelle die

Klarlegung dieser Verhältnisse übersichtlicher gestalten dürfte. Hier sei nur in Bezug auf die Stärke der Rinde erwähnt, dass das ihr zukommende zusammenhängende Gewebe nach meinen Untersuchungen seine höchste Ausbildung bei den Bronchial-, Mediastinal- und Magenlymphdrüsen zeigt, dagegen am wenigsten bei den Lymphdrüsen des Darmkanals entwickelt ist, wo man häufig nur einen schmalen Saum antrifft, der auch noch Unterbrechungen durch Markstränge und Lymphwege aufweisen kann. In der Mitte stehen die anderen Drüsen. Im übrigen lehrt eine einfache Ueberlegung, dass bei bekannter Ausdehnung der Marksubstanz die Stärke der Rinde im umgekehrten Verhältnis zu jener stehen muss. Selbstverständlich kann man diesen Satz nicht mit mathematischer Genauigkeit durchgeführt finden und die Strukturverhältnisse lebender Organe nicht in solche starre Formen bringen wollen, aber ein Hauptgesichtspunkt bei der Erklärung über die Verteilung von Rinde und Mark ist dadurch doch gegeben. — Entsprechend der geringen Ausbildung des Septensystems treten beim Pferde die Rindenpartien dem Beobachter in der Hauptsache als breit zusammenhängende lymphoide Massen entgegen, in die nur hier und da ein Septum von der Kapsel niedersteigt oder in denen einige Querschnitte von solchen zu treffen sind. Hierbei fällt natürlich vor allem ins Gewicht, aus welcher Lymphknotengruppe die betreffende Drüse stammt, indem die gerüstreicheren Lymphknoten eine Trennung in Unterabteilungen („Follikel", „Ampullen" der älteren Autoren, „Sekundärknötchen" Stöhr [14]) in reicherem Masse erleiden müssen als die gerüstarmen. Hieraus folgt, dass die Sekundärknotenbildung[1]) bei den Kniefalten- oder Achseldrüsen deutlicher ins Auge fallen wird als z. B. bei den Darmdrüsen.

Einer besonderen Besprechung bedürfen die der Rindensubstanz eigentümlichen Sekundärknötchen (Flemming [15]). Dieselben wurden das erste Mal von His erwähnt und als „Vakuolen" bezeichnet. His behandelt diese „kugelrunden Hohlräume" ziemlich eingehend und giebt bezüglich ihrer Lage bei einigen Rinderdrüsen an: „eigentümlich ist auch die exzentrische Lagerung derselben; sie finden sich nicht in der

[1]) Um Missverständnisse zu vermeiden, sei hier bemerkt, dass in dieser Arbeit für die unzutreffende Bezeichnung „Follikel" die Benennung „Sekundärknoten" gewählt wurde.

Mitte, sondern in der Regel ganz am Rand der Alveolen gelagert, in der Nähe der Septa oder Drüsenhülle, von diesen nur durch einen schmalen Streif zwischenliegender Drüsensubstanz und den Lymphsinus geschieden." Diesen „Vakuolen" ist weiterhin wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden. So scheidet z. B. Sussdorf die „Follikel" überhaupt nicht von den Sekundärknoten, und Teichmann schreibt nur: „Die His'schen Vakuolen habe ich nicht gesehen." Krause (16), Kölliker und Armauer-Hansen (17) hingegen bestätigen die Angaben von His. Aber erst Flemming hat über den Charakter und die Funktion dieser Gebilde Aufklärung geschaffen. Er hat bewiesen, dass sie die Hauptbildungsstätten der Lymphzellen in den Lymphknoten sind, und hat sie morphologisch als „Sekundärknötchen", physiologisch als „Keimzentren" benannt. Diese letztere Bezeichnung soll hier beibehalten werden. Die Keimzentren sind bis jetzt nur beim Rind und Hund (His, Krause, Kölliker Armauer-Hansen) und beim Schwein (Chievitz [18]) beschrieben; sie finden sich nach meinen Untersuchungen jedoch in den weitaus meisten Fällen auch beim Pferd, und zwar zählt man durchschnittlich im Gesichtsfeld willkürlich eingestellter Drüsenschnitte bei schwacher Vergrösserung (Zeiss, Okular 2, Objektiv A) 2,56 Keimzentren, die im Mittel 0,245 mm messen.

Die oben angeführte, das Rind betreffende Lagebeschreibung der Keimzentren von His kann, soweit sich aus meinen Präparaten ersehen lässt, als für das Pferd gültig bezeichnet werden, wenn man für dieses Tier einfügt „die Mehrzahl der Keimzentren." Es liegen mithin beim Pferd die Keimzentren in der Rindensubstanz und zwar am dichtesten in der unmittelbaren Nähe der Drüsenoberfläche sowie der Septen, weniger zahlreich in den zentralen Partien der Rindensubstanz. Letzterer Fall tritt am häufigsten bei den gerüstarmen Drüsen auf, die gleichzeitig eine gering entwickelte Marksubstanz besitzen, das sind die Bronchial-, Mediastinal- und Magendrüsen. Hiermit ist aber nicht gesagt, dass diesen genannten Drüsen etwa die Höchstzahl der Keimzentren zukäme. Es unterliegt vielmehr deren Zahl in allen Drüsen erheblichen Schwankungen. In etwa 10% aller Lymphknoten waren z. B. Keimzentren überhaupt nicht nachweisbar. Auf diese Thatsache, dass man in

manchen Drüsen vergeblich nach den Keimzentren suchen kann, haben Armauer-Hansen und Flemming aufmerksam gemacht. Ersterer giebt an, „dass man in vielen Drüsen, besonders solchen ohne eigentliche Corticalis, keine Vakuolen finde", und Flemming sagt: „Ich habe vielfach grosse Rindenpartien der Drüsen ganz ohne Sekundärknötchen getroffen." Bei den übrigen 90% der untersuchten Pferdelymphdrüsen waren Keimzentren in mehr oder minder grosser Zahl zu sehen. Die Lymphdrüsen des Magens und Darmes verfügen relativ über die grösste Menge, allerdings nur relativ, da diese Drüsen eine wohlausgebildete Marksubstanz besitzen und dadurch die Keimzentren mit der Rinde oft auf einen schmalen Streifen zurückgedrängt werden, wenigstens was die Darmdrüsen angeht. — Die Deutlichkeit der Keimzentren ist auch eine recht verschiedene. (cf. Fig. 1). Die Mehrzahl ist undeutlich und verwaschen, wovon ungefähr 60% aller Drüsen und zwar in der Gesamtheit ihrer Keimzentren betroffen werden, sodass also nur bei etwa 30% die Keimzentren sich deutlich gegen die Umgebung abheben. Und auch hier sind vielfach die Umrisse nicht nach allen Seiten hin scharf gezeichnet, sondern die dem Zentrum des Sekundärknotens zugewandten Partien sind nicht so deutlich begrenzt wie die dem Sinus zugekehrten. Die Ursache hierfür ist wohl in der variierenden Zellfüllung der Keimzentren zu suchen, indem sich die Lymphzellen ihrem Bestimmungsort — den Lymphwegen — in erhöhtem Masse zuwenden, wozu vermutlich eine besondere Druckmechanik die Veranlassung bietet. In diesem Sinne erklärt auch Flemming die Wanderung der Zellen aus dem zentralen Teile durch die Peripherie nach aussen; er sagt: „Es muss in den Keimzentren eine Art von langsamer, zentrifugaler Druckmechanik bestehen, auf der es beruht, dass die jungen Tochterzellen nach der Peripherie zusammengedrängt und weiter durch die Lücken des Retikulums herausgetrieben werden."

Hierdurch lässt sich auch eine Erscheinung erklären, die darin besteht, dass im Innern mancher Keimzentren, wie ich gefunden habe, die Lymphzellen deutlich in zwei verschieden dichtgekörnten Zonen auftreten, nämlich in einer dunkleren (zellreicheren), halbmondförmigen und einer ovalen oder rundlichen, helleren Partie (cf. Fig. 1. kz). Fasst man diesen Wechsel im Auftreten

der Keimzentren, ihren verschiedenen Füllungsgrad, vor allem aber den Umstand ins Auge, dass die weitaus grösste Zahl der Keimzentren beim Pferde nur ein verschwommenes Bild giebt, so ist der Gedanke nicht abzuweisen, dass diese Thatsachen Stützen für die Flemming'sche Hypothese bilden, „dass nämlich die Keimzentren fluktuierende Dinge sind, welche temporär auftreten, aus kleinen Anfängen anwachsen und sich, nach verschieden langem Bestehen, wiederum verkleinern und verlieren können." Es bleibe auch nicht unerwähnt, dass bei dem ungefähr 25jährigen Tiere nur 17% der Drüsen deutliche Keimzentren besassen, dagegen derselbe Prozentsatz von Lymphknoten (17%) ohne dieselben angetroffen wurde und in den übrigen die Keimzentren zum Teil kaum nachweisbar waren.

Die Gestalt der Keimzentren ist vorwiegend rundlich, doch findet man unter den Sinus öfters Formen, deren Breite ihre Höhe um das Doppelte übertreffen kann. (cf. Fig. 1).

b. Marksubstanz.

Es wurde bereits betont, dass durch das schwankende Verhältnis von Rinde und Mark erhebliche Strukturunterschiede bedingt sind. Diese Differenzen kommen hauptsächlich durch das stark veränderliche Verhalten der Marksubstanz zustande, indem diese bald an dieser bald an jener Stelle in die Rindensubstanz vordringt, auch wohl Partien derselben aus dem Zusammenhang mit dem anderen lymphoiden Gewebe loslöst und wie einen Kern umschliesst. Man gewinnt den Eindruck, als ob der Marksubstanz ein aktiv gestaltendes Prinzip innewohnt, freilich indirekter Natur, da in letzter Linie wohl die Lymphbahnen bestimmend auf ein Variieren einwirken dürften. Zuweilen erstreckt sich die Marksubstanz stellenweise bis direkt unter die Kapsel, was ich bei einem Fünftel aller Pferdelymphdrüsen der verschiedensten Gebiete beobachten konnte. (cf. Fig. 1, m, o). In beschränktem Sinne haben hierauf schon einige Autoren hingewiesen, deren Angaben sich aber meist auf die Verhältnisse beim Hunde beziehen; nur Sussdorf giebt an: „Vielfach erreicht an Stelle der austretenden Lymphgefässe die Marksubstanz selbst die Oberfläche; das sehen wir z. B. oft beim Pferde, Schafe und besonders beim Hunde." Diese Angabe stützt sich wahrscheinlich vor allem auf diejenigen Fälle, in

welchen der Hilus fehlt. Das oben auf Grund meiner Untersuchungen mitgeteilte Resultat jedoch, dass bei 20% aller Drüsen die Marksubstanz bis direkt unter die Kapsel sich erstreckt, schliesst besonders jene Drüsen mit ein, wo die Marksubstanz, ausser im Gebiete des Hilus oder der austretenden Gefässe, vor allem an peripheren Stellen vorhanden ist und hier die Sinus erreicht, sodass bisweilen ein Zusammenfliessen dieser mit den die Stränge umscheidenden Lymphbahnen sich ereignet. Zuweilen trifft man auch mitten im breiten lymphoiden Gewebe eine Andeutung der Marksubstanz in Gestalt weniger kurzer Stränge. Es handelt sich hierbei zweifellos um die peripheren Anfänge eines Markgebietes.

Bezüglich der Breitenausdehnung der Marksubstanz in höherem oder geringerem Grade sind verschiedene Litteraturangaben zu finden. Unter anderem äussert sich Frey über die Markmasse: „Dieselbe bietet bei der mikroskopischen Analyse manche Differenzen dar, verhält sich anders bei jungen Geschöpfen, wo sie oft allein in voller Ausbildung vorzukommen pflegt, als bei älteren und greisen Körpern, wo sie mehr oder weniger verkümmert getroffen wird. Ebenso zeigt sie nach den einzelnen Säugetierarten gewisse Verschiedenheiten. Endlich bietet die Marksubstanz in den inneren, namentlich den dem Verdauungskanale angehörenden Lymphknoten in der Regel eine höhere Ausbildung und Entwicklung dar als in den äusserlich gelegenen." In ähnlichem Sinne erläutert Rauber (19) seine Ansicht: „Die Marksubstanz ist in verschiedenen Drüsen ungleich mächtig entwickelt, am besten in den im Innern des Körpers gelegenen Drüsen, wie in den Mesenterial- und Lumbaldrüsen, während sie bei den oberflächlicher gelegenen (Achsel- und Leistengegend) mehr zurücktritt." Rauber bezieht sich nicht speziell auf die Lymphdrüsen der Säugetiere; aber es ist schon aus den Abbildungen zu entnehmen, dass er die Verhältnisse bei Tieren, wie das in allen human-medizinischen Lehrbüchern auf diesem Gebiete geschehen ist, zum grossen Teile zur Grundlage seiner Besprechungen gemacht hat.

Die Prüfung dieser Ausführungen an der Hand meiner Präparate ergab, dass man die Lymphdrüsen nach der Stärke des Auftretens der Marksubstanz in Gruppen ordnen kann. Am ausgeprägtesten tritt dem Beobachter die

Marksubstanz an den Lymphdrüsen des Darmkanals entgegen, wo sie sich durch besondere Schönheit auszuzeichnen pflegt; weniger ausgebildet ist sie schon bei den Drüsen der Leber und Milz, sowie den Lenden-, Nieren- und inneren Darmbeindrüsen. Hierauf folgt zunächst die Gruppe der äusserlich gelegenen Lymphknoten, in welcher die Schamdrüsen noch am reichlichsten Markgewebe aufzuweisen haben, dann nimmt dieses immer mehr ab bei den Ellenbogen-, Achsel-, Kniekehlen-, Kniefalten-, Leisten- und Brustwanddrüsen, den Hals-, Bug-, Submaxillar-, Retropharyngeal- und äusseren Darmbeindrüsen. Die dritte Gruppe, in der also die Lymphstränge am wenigsten in die Erscheinung treten, setzt sich zusammen aus den Lg. bronchiales, mediastinales und gastricae. Vergleicht man dieses Ergebnis mit demjenigen, welches auf die Verteilung des Stützgerüstes Bezug hat, so sieht man, dass bis zu einem gewissen Grade allerdings das erhöhte Auftreten von Bindegewebszügen ein Zurückgehen der Marksubstanz im Gefolge hat. Doch beweist die dritte Drüsengruppe der letzten Vergleichsreihe, dass man eine diesbezügliche Regel durchaus nicht auf sämtliche Körpergebiete in Anwendung bringen kann. Vorzüglich überrascht das Verhalten der Lg. gastricae, welches erheblich von dem der übrigen Drüsen des Darmtraktus abweicht. Zur Prüfung dieser etwas befremdenden Thatsache wurden Serienschnitte durch eine ganze Magendrüse gelegt; durch diese Serie wurde ebenfalls die extreme Stellung der Lg. gastricae bewiesen; denn die Marksubstanz trat in ihrer geringen Ausdehnung gegenüber der übrigen breiten Drüsenmasse weit zurück.

Bei denjenigen Lymphdrüsen, welche über ein starkes Gerüst und gleichzeitig einen deutlich ausgeprägten Hilus verfügen, kommt es oft vor, dass durch das stark verzweigte Hilusstroma breitere Stränge aus der Rindensubstanz ausgeschnitten werden und so eine Marksubstanz vorgetäuscht wird. (cf. Figur 2, r [1].). Man ist nicht berechtigt, diese Bildung unter Hinweis auf die Definition der Marksubstanz, dass diese nämlich aus Strängen gebildet werde, als echte Marksubstanz anzusprechen, da in ihr vor allem hier und da Keimzentren auftreten und diese ein spezifischer Bestandteil der Rindensubstanz sind, da ferner neben diesen breiten Strängen in einigen Fällen eine echte Marksubstanz

vorhanden ist, die sich durch geringe Breite der Stränge und Reichtum der Lymphbahnen auszeichnet.

Dass das Alter auf die Lymphdrüsenfunktion und -struktur grossen Einfluss ausübt, ist durch verschiedene Spezialarbeiten bewiesen worden (Billroth (20) u. a.). Da es sich hierbei meist um senile Erscheinungen handelt und die pathologische Seite in den Vordergrund rückt, so finde hier nur obige Ansicht Freys ihre Bestätigung, welche ausdrückt, dass im höheren Alter die Marksubstanz schwindet. Es ist leicht zu begreifen, dass die solidere Rindensubstanz dem Druck des wuchernden Bindegewebes höheren Widerstand zu bieten vermag als die locker gebaute Marksubstanz, und so ist bei den äusseren Körperlymphdrüsen namentlich eine Altersatrophie in dieser Richtung zu bemerken.

Eine vielumstrittene Frage ist von jeher die der Untersuchung über Entstehung und Bestandteile des Retikulums oder Zellennetzes gewesen. In neuerer Zeit haben sich auf diesem schwierigsten Gebiete, welches das Lymphdrüsenstudium dem Forscher eröffnet, vor allem Hoyer (21) und Saxer (22) verdient gemacht, von welchen namentlich letzterer den Charakter der Retikulumzellen zu ergründen versucht hat.

In dieser Arbeit wird nur die eine Frage behandelt, ob die einzelnen Lymphdrüsen ein verschieden gebautes Retikulum zeigen. Hierzu habe ich die aufgeklebten Schnitte einiger ausgewählter Drüsen verschiedener Regionen einem stark mit Wasser verdünnten Pankreasglycerinextrakt (1 : 30) zum Zwecke langsamer Verdauung überlassen. (Hoyer verwendete einen solchen von 10%). Die Verdauung war nach etwa 6 Stunden soweit vorgeschritten, dass die Lymphzellen fast vollkommen entfernt und das Stützgerüst sowie Retikulum allein zurückgeblieben waren. Obwohl sich die Pferdelymphdrüsen für die angegebene Darstellungsmethode des Retikulums nicht gerade zu eignen scheinen, lassen meine Schnitte doch erkennen, dass prinzipielle Unterschiede im Bau des Zellennetzes der einzelnen Lymphknoten offenbar nicht vorhanden sind.

Zum Schlusse möchte ich noch die Wege, welche die Lymphe in den Drüsen des Pferdes einschlägt, einer kurzen Besprechung unterwerfen. Die Lymphbahn zeigt in den einzelnen Drüsen erhebliche Schwankungen. Zunächst findet man, wie auch Sussdorf schreibt, dass die die Sekundärknoten umfassenden Lymph-

sinus bald schmäler bald breiter sind, was sich nach dem jeweiligen Füllungszustand der zuführenden Lymphgefässe hauptsächlich richten dürfte. Dementsprechend findet man bei geringer Lymphmenge die Sinus kollabiert, und umgekehrt bilden sie bei stärkerer Füllung helle Umsäumungen um die lymphoiden Massen.

Wie bekannt, setzen sich die Sinus in die Lymphgänge der Marksubstanz fort und treten als solche hier mehr oder weniger zahlreich je nach der Ausbreitung der Marksubstanz auf, sodass die Lymphwege in den Drüsen des Darmkanals naturgemäss ihre höchste Entwicklung erfahren. Es muss hierbei noch eines ganz besonders wichtigen Umstandes Erwähnung gethan werden, auf den bis jetzt als einziger Sussdorf aufmerksam gemacht hat, und welcher deshalb so gut wie unbeachtet geblieben ist, weil die Lymphdrüsen des Pferdes nur selten Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen sind. Sussdorf schreibt: „Andere Lymphdrüsen des Pferdes lassen dagegen einen eigentümlich kavernösen Bau erkennen; in Durchschnitten solcher finden sich zahlreiche, durchschnittlich 55—78 μ grosse, auch konfluierende, rundliche Lücken, welche von Endothelien umgrenzt sind, aber einer eigentlichen Wand entbehren. Zwischen ihnen lagert fast allein lymphoides Gewebe, das somit in Form von feineren und gröberen netzförmig verbundenen Scheiden auftritt, welche die Lymphbahnen — denn als solche erweisen sich in Injektionspräparaten die angedeuteten Kavernen — umhüllen.“ Man findet häufig in der Rindensubstanz diese Lücken, wo sie die verschiedensten Formen zeigen; teils sind sie rundlich oder mehr eckig, teils spaltenförmig. Ich habe nun feststellen können, dass diese Lücken vielfach mit schmalen kavernösen, teilweise retikulumhaltigen Lymphgängen in Verbindung stehen, die sich nach der Marksubstanz hinziehen und hier mit den Lymphgängen des Marks ein mannigfach verzweigtes Netz bilden. Es ergiebt sich hieraus, dass den Pferdelymphdrüsen ausser dem bekannten System der Sinus und Lymphgänge ein zweites System von Kavernen und kavernösen Gängen zukommt, welches sich mitten durch das lymphoide Gewebe zieht, ohne von Gerüstzügen begleitet zu sein. (cf. Fig. 3, c.)

Dieses frei die Drüse durchziehende Lymphspaltensystem konnte ich in ungefähr 20% aller Drüsen nachweisen, woraus

hervorgeht, dass es sich nicht um eine selten zu beobachtende Erscheinung, sondern um eine besonders für die Pferdedrüsen charakteristische Einrichtung handelt, die ihre beste Ausbildung in den gerüstarmen Drüsen des Darmes, der Leber und Milz findet. Dieser letztere Umstand berechtigt zu der Annahme, dass der geringeren Ausbildung des Septensystems wegen ein Teil der Lymphbahnen gezwungen wird, in das Parenchym einzudringen, ohne dem Verlaufe bahnbrechender Septen folgen zu können.

Rind.

Die Kenntnisse über den histologischen Bau der Lymphdrüsen des Rindes sind von jeher durch eingehendes Studium mehr gefördert worden als diejenigen der Lymphdrüsen anderer Tiere. Doch haben sich die diesbezüglichen Forschungen, wie in der Einleitung schon bemerkt wurde, nur auf eine beschränkte Zahl von Lymphgebieten erstreckt, und die bahnbrechende Arbeit von His ist bis heute, streng genommen, grundlegend geblieben für die Untersuchungen seiner Nachfolger auf diesem Gebiete. Somit bestand meine Aufgabe bei der Untersuchung des Baues der Rinderlymphdrüsen in der Hauptsache darin, die vorhandenen Angaben zu prüfen, vor allem aber festzustellen, ob und in welchem Masse die namentlich für die Inguinal-, Axillar- und Mesenterialdrüsen überlieferten Befunde sich auf die Lymphdrüsen aller anderen Gebiete übertragen lassen. Zu dem Zwecke habe ich ausser einer grösseren Zahl von mir angefertigter Schnitte die Lymphknoten aller Gebiete von drei Rindern mikroskopisch untersucht, mit Ausnahme der Leisten- und Milzdrüsen, die bei den Versuchstieren nicht gefunden werden konnten, und von denen erstere bei 7, letztere bei 15 weiteren Rindern vermisst wurden. Die mikroskopischen Untersuchungen haben nun zu folgenden Ergebnissen geführt.

I. Stützgerüst.

Die Kapsel und die Septen zeigen bei der Mehrzahl aller Rinderdrüsen eine hohe Ausbildung. Erstere ist meist von ganz beträchtlicher Stärke, und von ihr gehen häufig entsprechend starke Scheidewände (Trabekeln) ab, welche einen hoch entwickelten alveolären Bau der Lymphknoten bedingen. Vor allem

zeichnet sich aber in der überwiegenden Zahl aller Rinderdrüsen die Marksubstanz durch ein wohl ausgeprägtes Septennetz aus, das mit dem Stroma des Hilus, bezw. der bei dessen Fehlen stark verdickten Kapsel in engstem Zusammenhange steht. v. Recklinghausen ist sogar der Ansicht, „dass in den Lymphdrüsen des Ochsen . . . . . jeder Abschnitt der Lymphbahn in seiner ganzen Länge von einem Trabekel durchzogen ist.“ Es trifft das bei den von mir untersuchten Drüsen vielfach zu, aber durchaus nicht immer, was besonders betont sei. (cf. Fig. 5 u. 6, sn.)

Sehr reichlich sind, wie auch ich gefunden habe, Züge glatter Muskulatur in Kapsel und Septen der Drüsen des Rindes zugegen, worauf zuerst Malpighi, später Heyfelder (23), besonders aber His hingewiesen haben. Alle späteren Autoren, z. B. Schwarz (24), schliessen sich dieser Ansicht an mit Ausnahme von Teichmann, welcher schreibt: „Die Angabe von His, dass in den Drüsen ein grosser Reichtum an glatten Muskeln vorhanden sei, kann ich nicht bestätigen.“

Wie in allen Lymphdrüsen überhaupt, so sind auch in denen des Rindes Kapseln und Septen in Bezug auf ihre Stärke erheblichen Variationen unterworfen, worin sich jedoch eine gewisse Regelmässigkeit geltend macht. An der Hand meiner Präparate kann ich die Ansicht früherer Autoren bestätigen, dass die inneren Drüsen im allgemeinen ein geringer entwickeltes Stützgerüst besitzen als die äusserlichen. Doch möchte ich noch hinzufügen, dass, obwohl gerade beim Rinde viele Ausnahmen hierin vorkommen, gewöhnlich Lenden-, Nieren-, Leber- und Darmdrüsen an der Spitze der gerüstärmeren Lymphknoten stehen, und dass zu den gerüstreicheren Achsel-, Bug- und Kniekehlendrüsen die übrigen den Uebergang bilden. (cf. Fig. 4 u. 6, K, s.)

Obwohl ich betreffs des Auftretens eines Hilus gleichfalls bedeutende Schwankungen angetroffen habe, war es mir nicht möglich, auch hierbei irgend eine bei gewissen Drüsen sicher wiederkehrende Beschaffenheit des Hilus festzustellen. Es dürften sich die vorkommenden Unterschiede auf alle Regionen ungefähr gleichmässig verteilen. Diese Auffassung möchte ich auch den Ausführungen von His gegenüber

aufrecht erhalten, wenn er sagt: „Bei den Inguinal- und Axillardrüsen des Rindes ist . . . . die Marksubstanz stark entwickelt, während das Hilusstroma eine nur untergeordnete Rolle spielt.“ Die genannten Drüsen zeigten nur bei einem der drei von mir herangezogenen Rinder diese eben von His geschilderte Anordnung, während bei den zwei anderen Tieren gegenteilige Verhältnisse zu bemerken waren.

Einen gut entwickelten Hilus (cf. Fig. 4, h) fand ich bei etwa 70% aller Rinderdrüsen, bei 30% war er nur durch eine entsprechende Kapselverdickung angedeutet. (cf. Figur 6, h.) Eine Besonderheit in der Ausbildung des Hilus besteht nach meinen Untersuchungen bei manchen Rinderdrüsen darin, dass das Hilusstroma sich in Gestalt einer solchen Kapselverdickung mehr bogenförmig in die Markmasse einbuchtet (cf. Figur 5, h.). Jedoch giebt es auch hier keine Gebiete, bei deren Drüsen diese Erscheinung vorzugsweise aufträte.

II. Parenchym.

Der Ausspruch v. Recklinghausens: „Auch der feinere Bau ist beim Rind in seinen Einzelheiten am präzisesten ausgesprochen, am leichtesten zu erkennen“ trifft bei meinen sämtlichen Präparaten vorzüglich für das Parenchym zu; denn ich habe bei allen Drüsen die schematische Forderung der Verteilung von Rinde und Mark erfüllt gesehen, ja in manchen Lymphknoten traf ich sogar eine deutliche Schichtung beider Substanzen, indem, unter Zugrundelegung der Stellung des Hilus in der Drüse, die Rindensubstanz die obere (dorsale) und die Marksubstanz die untere (ventrale) Lage des Parenchyms bildeten (cf. Fig. 6, m, r.). Man findet somit bei den Rinderdrüsen mit geringen Ausnahmen die beiden Substanzen in deutlicher Entwicklung neben einander vor. „Doch sind“, wie His treffend schildert, „Rinden- und Marksubstanz nirgends scharf von einander geschieden; sie greifen vielfach in einander, und während einzelne Rindensegmente oft gegen den Hilus hin sich verlängern, kann es auch kommen, dass Fortsätze der Marksubstanz sich weit in die Rinde hinein vorschieben.“

Nur selten, nämlich in ungefähr 10% der Drüsen, sah ich schmale Markstreifen die Rinde an einer Stelle durchbrechen und bis an die Drüsenoberfläche vor-

dringen, wo dann die Marksubstanz, stets in nur geringer Ausdehnung, zu Tage trat. Was nun die Beziehung der beiden Substanzen betreffs ihrer Breitenausdehnung angeht, so kann ich mich auf Grund meiner Schnitte der in den allgemeinen Besprechungen der Lehrbücher der Histologie wiedergegebenen Auffassung nicht anschliessen, dass die inneren Drüsen eine höher entwickelte bezw. breitere Marksubstanz besitzen sollen als die äusseren. Nach meinen Schnitten scheint in diesem Sinne eine Unterscheidung der Drüsen des Rindes nicht in dem Umfange durchführbar zu sein; denn ich habe bei ungefähr ebensoviel äusseren Lymphknoten eine ausgeprägte und ausgedehnte Marksubstanz beobachtet als bei den im Innern des Körpers befindlichen, und umgekehrt. Wie ich in der Besprechung der Pferdelymphdrüsen schon angedeutet habe, sind Rinde und Mark in ihrer Breite von einander abhängig; das trifft natürlich für die Drüsen des Rindes ebenfalls zu. Und so konnte ich auch bezüglich der Rindensubstanz regelmässig bei den einzelnen Lymphknoten verschiedener Regionen sich wiederholende Abweichungen nicht konstatieren. Ich möchte daher meine Ansicht über die Verteilung der beiden Parenchymsubstanzen in den einzelnen Rinderlymphdrüsen folgendermassen zusammenfassen: Rinden- und Marksubstanz sind, trotzdem sie in ihrer Anordnung meist einem regelmässigen Bau entsprechen, beträchtlichen Schwankungen unterworfen, welche jedoch bei den Lymphknoten aller Gebiete ungefähr gleich stark zur Beobachtung gelangen.

Wie die Rindensubstanz der meisten Lymphdrüsen von Tieren anderer Gattungen ist dieselbe auch beim Rind durch das Auftreten von Keimzentren ausgezeichnet, die aber bei diesem Tiere grössere Formverschiedenheiten darbieten als bei jenen, insofern als sie häufig in zur Drüse zentripetaler Richtung eine besondere Ausdehnung erlangen und so mehr langgestreckte Gestalt annehmen oder auch auf Durchschnitten mit dem Bau einer Pyramide sich vergleichen lassen, deren Basis peripher, deren Spitze zentral zu liegen kommt. Ich habe die Keimzentren, wenn auch bisweilen undeutlich und verschwommen, in allen Schnitten durch Rinderdrüsen gesehen und habe im Mittel 2,38 Keimzentren im Gesichts-

feld gezählt (Zeiss, Okular 2, Objektiv A), die durchschnittlich 0,276 mm breit waren. Dem Auftreten der Rindensubstanz entsprechend wird offenbar keine Lymphdrüsensorte mit einer besonders hohen oder niederen Zahl von Keimzentren bedacht.

In Bezug auf die Marksubstanz der Rinderdrüsen sei erwähnt, dass man an ihr besonders schön die Entstehung der Markstränge aus den Sekundärknoten beobachten und ihren Verlauf auf dem Wege nach dem Hilus verfolgen kann. (cf. Fig. 5, ms.) Diese bekannte Thatsache kleidet v. Recklinghausen in folgende Worte: „In den Lymphdrüsen des Ochsen sind Lymphbahn und Follikulargewebe schon deswegen genau unterschieden . . . . . ., weil das Follikulargewebe auch durch die ganze Marksubstanz hindurch kontinuierlich zusammenhängende, nicht unterbrochene Balken bildet, welche an Breite die Lymphbahnen meistens übertreffen.“ Diese Darstellung könnte geeignet sein, den Glauben zu erwecken, als ob alle oder wenigstens die Mehrzahl der Markstränge als zusammenhängende Parenchymstreifen bei mikroskopischer Betrachtung im Schnitt zu erkennen seien. In Wirklichkeit fand ich dieses Verhalten der Markstränge in den Rinderdrüsen nur häufiger und vollendeter als in den Lymphknoten anderer Individuen, sodass immer noch die Mehrzahl der Markstränge beim Rinde mit denen anderer Tiere darin übereinstimmt, dass die Stränge sich infolge ihres gewundenen Verlaufes im Präparate zerschnitten und mithin scheinbar unterbrochen darstellen.

Einer von mir in verschiedenen Rinderdrüsen beobachteten Eigentümlichkeit der Marksubstanz werde hier noch kurze Besprechung zu teil. Eingangs erwähnte ich, dass beim Rinde manche Lymphknoten eine deutliche Schichtung erkennen lassen. In diesen Drüsen sah ich, namentlich wenn der Hilus nur angedeutet war, dass die Markstränge nicht wie in anderen Drüsen dem Hilus oder dessen Andeutung sich zuwandten, sondern ein Markgeflecht bildeten, dessen Stränge mehr oder weniger zur Kapsel parallel verliefen, woran sich auch das Septennetz beteiligte, sodass die Längsrichtung der Maschen gleichfalls in zur Kapsel ziemlich parallele Ebenen zu liegen kam. (cf. Fig. 6. m. u. sn.)

Zur Darstellung des Retikulums wurden die Rinderdrüsenschnitte genau wie diejenigen vom Pferd behandelt, doch

gelang es bei den Lymphknoten des Rindes, unverletzte Retikulumpräparate des ganzen Schnittes zu erhalten. Aber auch für das Rind hat sich ergeben, dass die einzelnen Lymphknoten in der Struktur ihrer Zellennetze im wesentlichen übereinstimmen. Es sei jedoch hervorgehoben, dass die Retikulummaschen der Rindensubstanz im allgemeinen etwas weiter sind als in der Marksubstanz. (cf. Fig. 9.)

Die Lymphsinus schliesslich zeichnen sich häufig durch besondere Breite aus, was zum Teil mit der bedeutenden Grösse mancher Rinderdrüsen in Einklang zu bringen sein dürfte. Vor allem fand ich aber auch die Lymphgänge der Marksubstanz oft sehr weit und ausgedehnt, speziell am Uebergang der Rinden- in die Marksubstanz. (cf. Fig. 5, l.) Diese Lymphgänge verlieren nach dem Hilus zu an Weite und werden dann gewöhnlich von den Marksträngen an Breite übertroffen. — Ausserdem verlaufen mitten im Parenchym der Rinde in allen Drüsen kleine Lymphgefässe; endlich sei noch bemerkt, dass ich in einer oberflächlichen Inguinaldrüse verschiedene, kleinere Kavernen angetroffen habe.

Schwein.

Zur Beurteilung des histologischen Baues der Schweinelymphknoten wurden neben einer grösseren Zahl von Schnitten, welche aus Drüsen verschiedener Schweine angefertigt worden waren, die sämtlichen Drüsen von drei Tieren herangezogen mit Ausnahme der Leisten- und äusseren Darmbeindrüsen, welche vermutlich wegen ihrer sehr unbedeutenden Entwicklung in dem starken Fettpolster nicht gefunden werden konnten. Vielleicht waren sie auch der fettigen Degeneration anheimgefallen, was bei vielen Schweinedrüsen der Fall ist. Die Drüsen des Dünndarms scheinen überhaupt zu fehlen, wenigstens waren sie bei keinem der zehn daraufhin untersuchten Tiere vorhanden.

Die Lymphdrüsen des Schweines haben das Interesse von nur sehr wenigen Forschern zu erwecken vermocht, wofür die geringe Zahl der Litteraturangaben am besten spricht. Und so kann es nicht Wunder nehmen, dass die eigenartige Stellung der Lymphdrüsen des Schweines in Bezug auf ihren histologischen Bau nirgends zur Genüge hervorgehoben worden ist. Die Untersuchung der von mir angefertigten Schnitte hat betreffs des histologischen Baues folgendes ergeben.

I. Stützgerüst.

Kapsel und Septen bestehen aus fibrillärem, glatte Muskelfasern haltigen Bindegewebe, in dem hier und da Lücken und Spalten auftreten, die mit Lymphzellen angefüllt sind. (Klein [25]). Sussdorf hebt noch hervor, dass Hülle und Gerüst „besonders beim Schweine auch durch ein zartes, netzadriges Gewebe, in welchem ausserordentlich zahlreiche, undeutlich abgegrenzte Zellen mit grossen rundlichen Kernen sich finden", hergestellt würden. Der Anschauung, dass dieses fragliche Gewebe zum Gerüst gehöre, kann ich nicht beipflichten, und ich werde später versuchen, Beweise für meine gegenteilige Ansicht zu erbringen.

Die Kapsel ist im allgemeinen bei allen Lymphdrüsen des Schweines schwach entwickelt, und das Septensystem zeigt insofern eine Abweichung von der sonst gültigen Regel, als es Verbindungen mit der Kapsel nur in ganz geringem Umfange eingeht. Dafür springt eine andere Erscheinung um so mehr in die Augen; die Schnitte durch die Schweinelymphdrüsen sind von mehr oder weniger rundlicher oder ovaler Form. Im Innern dieser Schnitte fand ich nun häufig ein stärkeres, gefässhaltiges Septum, um welches die wenig unter einander sich verbindenden, hirschgeweihähnlichen Septen gelagert sind und zwischen sich und Kapsel, bezw. Sinus, gewöhnlich einen breiteren, ringförmigen Parenchymstreifen lassen, welcher, wie schon erwähnt, nur selten von Scheidewänden durchzogen wird. (cf. Fig. 7, r^1, r^2.) In neuester Zeit schreiben Ellenberger und Günther (26) über das Gerüst: „Mächtiger ist es in der Marksubstanz beim Schafe und Schweine." Genannte Autoren haben offenbar diese zentralen, stärkeren Septen bei ihren Besprechungen im Auge gehabt. Ich bin aber nicht der Ansicht, dass das Gewebe, in welchem die Gerüstzüge sich befinden, zur Marksubstanz gehört, sondern es ist meines Erachtens zur Rindensubstanz zu rechnen; denn die Marksubstanz ist beim Schweine, wie später gezeigt werden soll, sehr kümmerlich entwickelt und führt nur wenig, ganz schmale Septen. — Die Stärke der mehr zentral befindlichen Septen schwankt wie die Dicke der Kapsel, und ich habe versucht, hiernach die Lymphknoten des Schweines zu ordnen. Eine gewöhnlich schwache Kapsel und geringe Septenentwicklung zeigen die Drüsen des Magens, Darmes, Gekröses, der Milz und Leber; stärker ist das Gerüst schon bei den Lenden-, Nieren- und inneren Darmbein-

drüsen sowie denjenigen der Bronchien, des Mediastinums und der Brustwand. Am reichlichsten tritt die Stützsubstanz bei den äusserlich gelegenen Drüsen auf und zwar verstärkt sie sich ungefähr entsprechend der Reihenfolge, in der die Drüsen genannt werden, nämlich Retropharyngeal-, Hals-, Submaxillar-, Bug-, Kniekehlen-, Kniefalten-, Scham- und Achseldrüsen.

Ein eigentliches Hilusstroma fand ich sehr selten. Man sieht meistens nur an einer oder mehreren Stellen die Kapsel verstärkt und gefässhaltig, aber nicht eingesenkt. (cf. Fig. 7, h.) Der Hilus ist also in der Regel nur andeutungsweise vorhanden. — Eine interessante Bildung beschreibt Chievitz in seinem Spezialartikel über die Mesenterialdrüsen des Schweines wie folgt: „Bei den uns jetzt beschäftigenden Drüsen des Schweines dagegen senken sich die Vasa lymphat. inferentia durch einen bindegewebserfüllten Spalt in das Innere der Parenchymschale ein, während die abführenden Stämme und die grösseren Blutgefässstämme an der Aussenseite gelagert sind."

II. Parenchym.

Die lymphoide Masse der Lymphknoten zeigt eine zunächst schwer zu verstehende Anordnung. v. Recklinghausen sagt: „Die Lymphdrüsen des Schweines zeigen in einer Beziehung ganz entgegengesetzte Eigenschaften; in ihnen ist die follikuläre Substanz gegenüber der Lymphbahn vorwiegend; auch durch die ganze Marksubstanz hindurch erscheinen an den Follikularsträngen noch knotige Anschwellungen, also wirkliche Follikel, auf der Schnittfläche sieht man schon mit blossen Augen diese Körnchen vorspringen, die Lymphbahn ist infolgedessen so eng, dass die Injektion hier mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist. Nach Franz Schmidt finden sich auch an anderen Orten im Körper des Schweines, im Rachen z. B., die follikulären Apparate besonders stark entwickelt, es bedarf noch weiterer Untersuchung, um festzustellen, ob in Folge der Mästung dieser Tiere, wie Schmidt vermutet, oder ob hierin eine Eigentümlichkeit dieser Tiergattung zu suchen ist."

Chievitz schreibt über die adenoide Substanz der Mesenterialdrüsen, „dass sie in den zentralen Teilen der Drüse in rundlichen Abteilungen vielfach ausgeschnitten wird, sich gegen die Peripherie hin in eine ganz zusammenhängende Lage fortsetzt,

die nur stellenweise von Trabekeln durchzogen wird.“ Nach meinen Untersuchungen ist, wie oben schon gesagt wurde, in den allermeisten Drüsen des Schweines diese Anordnung die nämliche, und ich will versuchen, das Resultat der Durchmusterung meiner Präparate im folgenden wiederzugeben.

Bei mikroskopischer Betrachtung irgend eines Drüsenschnittes, gleichgültig aus welcher Körperregion die Drüse genommen ist, fällt sofort ein deutlicher Unterschied in der Anordnung des Parenchyms auf. Es giebt eine zellreiche lymphoide Substanz, in der die Keimzentren auftreten, welche also der Rindensubstanz der Lymphknoten anderer Tiere entspricht, und ausserdem hellere, mehr band- oder streifenförmige Partien, die weniger Lymphzellen beherbergen. (cf. Fig. 7, r^2.) Letztere allein kann Sussdorf mit dem „zarten, netzadrigen Gewebe“, in dem viele Zellen sich finden, gemeint haben. Diese beiden leicht von einander zu unterscheidenden Gewebe zeigen nun eine allen Lymphknoten des Schweines zukommende, eigenartige Verteilung. Die keimzentrenhaltige Substanz liegt im allgemeinen mehr im Innern der Lymphdrüse, in geringerem Umfange tritt sie bis unter die Kapsel (cf. Fig. 7, K.); sie bildet mithin den Kern des Lymphknotens, den die zellärmeren Partien ringförmig umgeben (cf. Fig. 7, r^2) und vielfach in Form breiter Streifen durchsetzen, wohl auch Inseln aus der dichten lymphoiden Masse ausschneidend. In manchen Drüsen überwiegt diese hellere Substanz ganz erheblich. Beide Gewebsarten sind aber weder durch Septen, Blutgefässe noch Lymphbahnen von einander geschieden, sondern gehen ausnahmslos ohne Grenze allmählich in einander über. Vielfach treten auch streifenartige oder mehr rundliche Zellanhäufungen, die jedoch mit Keimzentren nichts gemeinsam haben, in der helleren Substanz auf, sodass hierdurch schon die Vermutung nahe gelegt wird, dass beide Gewebsarten verwandt sind. Zur Beantwortung dieser Frage habe ich aufgeklebte Schnitte nach der oben angegebenen Methode, für welche sich die Lymphdrüsen des Schweines besonders gut zu eignen scheinen, der künstlichen Verdauung unterworfen, teils mit Fuchsin-Resorzin und hierauf mit Säurefuchsin-Pikrinsäure, teils mit Phosphormolybdänsäure-Hämatoxilin (Schmorl [27]) gefärbt und Dauerpräparate angefertigt. An der Hand dieser Retikulum-

präparate ist es mir gelungen, den Beweis zu liefern, dass die hellere, streifenförmige Substanz retikuläres Bindegewebe zur Grundlage hat, und dass dieses in das Retikulum der eigentlichen Rindensubstanz ohne irgendwelche Grenze übergeht. (cf. Fig. 10.) Beide Zellennetze unterscheiden sich nur dadurch, dass dasjenige der helleren Partien engmaschiger und in seinen einzelnen Elementen stärker gebaut ist als das Retikulum des dichtgekörnten Teils der Rindensubstanz. (cf. Fig. 10 und 11.) Ausserdem finden sich in ersterem reichlicher kleine Gefässe. Dieser Bau ist, wie die Struktur der Zellennetze überhaupt, in allen untersuchten Drüsen der nämliche, sodass histologische Verschiedenheiten in der Retikulumstruktur der einzelnen Lymphknoten offenbar nicht bestehen. Da in dem dichteren Retikulum, wie in dem zarter gebauten, Lymphzellen auftreten, so gehört die hellere Drüsensubstanz gleichfalls zu dem adenoiden Gewebe, also nicht zum Gerüst. Somit besteht die Rindensubstanz aus einem zellenreichen, keimzentrenhaltigen und einem zellärmeren, lymphoiden Gewebe, welches der Keimzentren entbehrt. Diese Rindensubstanz bildet in den Lymphknoten des Schweines den weit überwiegenden Hauptbestandteil des ganzen Parenchyms. (cf. Fig. 7.)

Die Keimzentren selbst erfahren beim Schwein eine gleichmässig hohe Entwicklung, sowohl was die Schärfe betrifft, mit der sie sich gegen das übrige lymphoide Gewebe abheben, als auch in Bezug auf ihre hohe Zahl. Ich habe bei schwacher Vergrösserung im Mittel 6,26 Keimzentren im Gesichtsfeld gefunden. Sie liegen in den zellreichen Partien der Rindensubstanz und hier meist dicht unter den Lymphwegen, welche sich um die Septen erstrecken (cf. Figur 7); seltener sah ich sie unter den Sinus und in wenigen Fällen mitten im Parenchym. Ihren Durchmesser habe ich auf 0,242 mm berechnet. Dagegen giebt Sussdorf von den „Follikeln" an: „beim Schweine stellen sie deutlich runde oder ovoide Bläschen dar, die durchschnittlich 0,35 mm messen." Die Form der Keimzentren ist allerdings fast ausschliesslich rund, und ihre Begrenzung ähnelt meist der eines scharf gezogenen Kreises, so dicht und deutlich treten die peripheren Retikulumfasern um sie auf (cf. Fig. 7, k.). Seltener traf ich verschwommene Keimzentren, und nur in einer einzigen

Drüse war es mir unmöglich, sie nachzuweisen. Ihr Füllungsgrad schwankt.

Der Reichtum an Keimzentren und die starke Ausdehnung der Rindensubstanz sind Eigenschaften fast aller Lymphdrüsen des Schweines. Die hohe Entwicklung der lymphoiden Bestandteile dürfte also kaum als Folge der Mästung anzusehen sein, sondern sie ist einfach ein Charakteristikum für die Lymphknoten des Schweines.

Eines Umstandes sei noch kurz gedacht. In einer Leber- und einer Magendrüse bemerkte ich im zellenreichen Parenchym einige grosse Kavernen. Bei Betrachtung mittels starker Vergrösserung liess sich deutlich erkennen, wie aus dem umliegenden lymphoiden Gewebe, auch aus den vorspringenden Keimzentren, Lymphkörperchen in die Kavernen übertraten.

Nach allgemein gültiger Regel steht im Gegensatz zur Rindensubstanz ein Markgewebe. Prüft man die Drüsenschnitte des Schweines auf dessen Vorhandensein, so ergiebt sich, dass die Marksubstanz eine überraschend geringe Ausbildung erkennen lässt. Ich konnte sie überhaupt nur bei 30% aller Drüsen nachweisen, und auch hier war sie in der Mehrzahl der Fälle nur andeutungsweise zu bemerken. Jedenfalls tritt sie im Verhältnis zur Rindensubstanz vollkommen in den Hintergrund. Sie liegt fast nur in den peripherstenPartien der helleren Substanz, sodass man sie meist, allerdings in geringer Ausbreitung, dicht unter der Kapsel und zwar gewöhnlich in der Nähe der Hilusandeutung findet (cf. Fig. 7, m.). In einigen Fällen fand ich sie etwas ausgedehnter; sie zog sich unter den Sinus als ringförmige, äussere Schicht des breiten, zellarmen Parenchyms hin. Die Marksubstanz wird nämlich beinahe ausschliesslich von Strängen dieser helleren Substanz gebildet. Die Stränge sind kurz und schmal und geben durch ihre Anastomosen Veranlassung zur Entstehung eines Netzes mit langgezogenen Maschen, welche von gleichfalls schmalen Lymphbahnen und einigen sehr gering entwickelten Gerüstzügen ausgefüllt werden. Hin und wieder sind die Markstränge auch zellreicher und ähneln dann in ihrem Bau dem dichtgekörnten cytogenen Gewebe. Ich kann mich aber der Ansicht v. Recklinghausens nicht anschliessen, dass man in der Marksubstanz „Follikel", also Keimzentren, fände; das zellreiche Gewebe schiebt

sich nur ab und zu in das zellärmere ohne scharfe Grenze ein. Letztere Gewebsart erwähnt v. Recklinghausen gar nicht.

Die Lymphbahnen zeigen gemäss dem vom allgemeinen Drüsenschema abweichenden Bau des Parenchyms auch eine charakteristische Entwicklung. Die Sinus fand ich ohne grundsätzliche Unterschiede bald breiter, bald schmäler. Aus dem oben Gesagten aber, nur selten gehen Septen von der Kapsel ab, lässt sich schliessen, dass die Sinus ohne bedeutende Unterbrechungen sich rund um das Parenchym unter der Kapsel erstrecken müssen und zwar bis zum Hilus. An dieser Stelle sei die von Frey in einer Anmerkung seines Handbuches niedergelegte Ansicht über diesen Punkt wiedergegeben. Frey schreibt, vermutlich unter Anlehnung an die Verhältnisse bei den Rinderdrüsen: „Nicht ohne Interesse ist die Möglichkeit eines rein oberflächlichen Lymphstroms durch den Knoten. Aus der Auflösung des Vas efferens leiten einzelne Bahnen alsbald nach Umhüllungsräumen der Follikel. Indem diese letzteren Hohlgänge, wie wir wissen, miteinander kommunizieren und in sie die Vasa afferentia sich einsenken, kann einströmende Flüssigkeit nur durch jene Umhüllungsräume unter Vermeidung der Lymphgänge des Marks zum Abfluss gelangen. Schon vor längeren Jahren hat Donders diese physiologisch nicht unwichtige Beobachtung gemacht, welche ich bei späterer Untersuchung bestätigen konnte." Dieser Gedanke ist bei Frey und Donders (28) durch logische Ueberlegung entstanden, aber wahrscheinlich haben beide keine Gelegenheit gehabt, an Präparaten aus Rinderdrüsen die Richtigkeit ihrer Anschauung zu erkennen. Mir ist das an Schnitten von Schweinedrüsen gelungen. An einigen von ihnen lässt sich der zirkuläre Verlauf der Sinus ohne Unterbrechung verfolgen und die Kommunikation mit den zum Hilus fliessenden Lymphbahnen dicht unter der Kapsel einwandsfrei nachweisen (cf. Fig. 7, si). Vermutlich ist der oberflächliche Lymphstrom in den Drüsen des Schweines besonders ausgeprägt, worauf auch die peripher gelegene, zum Teil lang sich hinziehende Marksubstanz hindeutet.

An den die Septen umfliessenden Lymphsinus konnte ich keine Besonderheiten entdecken. Dagegen fiel mir die mit der geringen Entwicklung der Marksubstanz einhergehende Armut an Lymphbahnen überhaupt auf. Chievitz sagt hierüber bezüg-

lich der Mesenterialdrüsen: „Während in anderen Drüsen gegen die Vasa efferentia zu die Lymphbahnen immer zahlreicher werden, das Parenchym daher in ein Geflecht von schlankeren Parenchymsträngen zerfällt, liegt in den Schweinsdrüsen unter der Oberfläche ein breit zusammenhängendes Lager von Drüsensubstanz, welches nur hier und da von Lymphbahnen durchzogen wird."

Vor allem sei betont, dass es mir unmöglich gewesen ist, irgend einen Zusammenhang der Lymphbahnen der Marksubstanz mit denjenigen zu erkennen, welche die stärkeren Septen des Parenchyms umgeben. Ich sah vielmehr, dass die abführenden Lymphbahnen ihre Entstehung in dem zellärmeren Teile des Parenchyms nehmen. Die Retikulummaschen werden an manchen Stellen weiter, fliessen zu kleinen Lücken zusammen, und aus der Vereinigung mehrerer solcher Lücken entspringt eine feine Lymphbahn, die fast regelmässig im Zentrum des zellärmeren Parenchyms verlaufend ihren Weg nach den peripheren Sinus zu einschlägt (cf. Fig. 7, l). Bisweilen finden sich mehrere solcher zarten Gefässe nebeneinander und bilden mit konvergierend zu ihnen laufenden Lymphwegen anderer hellerer Parenchymstreifen grössere, zum Hilus sich wendende Gefässe. — Es besteht aber trotz allem die Thatsache, dass die Schweinedrüsen an Lymphwegen sehr arm sind. Demgegenüber ist die Zellvermehrung, wie infolge des Reichtums an Keimzentren angenommen werden muss, eine hohe und die Frage somit naheliegend: auf welche Weise gelangen die Lymphzellen aus dem zellreichen Parenchym in die Lymphbahnen? Dort wo diese Substanz selbst an die Sinus grenzt, geschieht der Uebertritt der Zellen zweifellos direkt. Nun möchte ich aber daran erinnern, dass die zellarmen Partien in grösserer Breite an die Rinde herantreten als das zellreiche Parenchym und ferner häufig die Lymphbahnen, welche die Septen umschliessen, nach allen Seiten hin gleichmässig umgeben. Bedenkt man ferner, dass die abführenden Lymphbahnen vermutlich in der Hauptsache, wenn nicht allein, in den helleren Partien entstehen, so muss man annehmen, dass die Lymphzellen ihren Weg durch das Retikulum der zellärmeren Substanz nehmen. Und ich möchte hiermit folgende Hypothese aufstellen: Die in den Keimzentren und dem Parenchym der zellreichen Substanz der Schweinelymphknoten gebildeten Lymphzellen wandern, soweit sie nicht direkt in die

Sinus gelangen, vom Orte ihrer Entstehung durch das Retikulum der zellarmen Substanz nach den abführenden Lymphbahnen.

Hierdurch würde auch das Fehlen der Marksubstanz in vielen Fällen, das reichliche Auftreten oberflächlicher Lymphströme verständlich und die ringförmige, an die Sinus grenzende Anordnung des helleren Teils des Parenchyms erklärlich. Die letzteren passierenden Lymphzellen treten unter dieser Annahme durch das dichtere Retikulum, teilweise unter Vermeidung der eigentlichen Lymphbahnen, ohne weiteres in die unter der Kapsel befindlichen Sinus ein.

Hund.

Wie schon in der Einleitung aus der Tabelle der Drüsen zu ersehen ist, besitzt der Hund eine geringere Zahl von Drüsenregionen als die Tiere anderer Gattungen. Ausserdem sei noch bemerkt, dass die Lymphknoten namentlich einiger Gebiete, z. B. die Drüsen des Magens, der Leber und des Halses, durchaus nicht konstant getroffen werden und bei ihrem Vorhandensein gewöhnlich nur eine geringe Grösse aufweisen. — Ich habe nun die Lymphknoten dreier Hunde unter Berücksichtigung der in der Tabelle mit * versehenen Drüsengebiete mikroskopisch untersucht und dabei folgendes gefunden.

I. Gerüstsubstanz.

Zunächst variieren, wie bekannt, die aus Bindegewebe und etwas glatter Muskulatur bestehenden Kapseln und Septen der den verschiedenen Lymphknotengebieten angehörenden Drüsen in Bezug auf Stärke und, was die Septen betrifft, auch in Bezug auf Reichlichkeit. Namentlich findet man in der Marksubstanz öfters ein etwas dichteres Netzwerk von Septen, das sich dem Hilus reichlicher zuwendet. Wenn ich nun auch beim Vergleich der einzelnen Drüsen verschiedener Regionen zwar Variationen bemerkt habe, so konnte ich doch keine regelmässige Zunahme oder Abstufung in der Stärke der Gerüstsubstanz wahrnehmen, da sich die ziemlich erheblichen Schwankungen nach meinen Präparaten fast gleichmässig auf alle Gebiete beziehen. Es liess sich nur erkennen, dass betreffs der Stärke des Gerüsts die Drüsen der beiden Körperhöhlen den äusserlich gelegenen Lymphknoten gegenüberstehen, so zwar, dass erstere im allgemeinen neben schwächerer Kapsel auch weniger Septen besitzen als

letztere. Doch scheint mir, dass die Kniekehlendrüsen beim Hund am gerüstreichsten, Lenden-, Nieren- und Dickdarmdrüsen hingegen am gerüstärmsten sind, ohne dass man aber eine eingehendere tabellarische Ordnung vorzunehmen vermöchte.

Aehnliche Schwankungen habe ich im Auftreten wie in der Ausbildung des Hilus bemerkt, jedoch war es mir auch hier unmöglich, eine gewisse Regelmässigkeit festzustellen, die sich beispielsweise auf das Vorhandensein oder Fehlen des Hilus erstrecken könnte. Wenn v. Recklinghausen anlässlich eines Vergleiches der Drüsen des Menschen mit denen des Hundes sagt: „Den Lymphdrüsen des Hundes fehlt gewöhnlich vollständig eine (bedeutend entwickelte) Hilussubstanz und eine entsprechend deutliche nierenförmige Gestalt. Beim Hunde tritt vielmehr die Marksubstanz mit den ausführenden Gefässen direkt an der Oberfläche des Organs zu Tage", so stehe ich, was das Fehlen der nierenförmigen Gestalt angeht, wesentlich auf demselben Standpunkte. Im übrigen sei aber folgendes hervorgehoben. Ein stark ausgeprägtes Hilusstroma sieht man schon wegen der Kleinheit verschiedener Drüsen seltener, einen Hilus habe ich dagegen bei ungefähr 57% aller Drüsen gefunden, bei 19% war die Andeutung eines Hilus zu bemerken und nur dem Rest von 24% fehlte er. Somit dürfte obige Litteraturangabe in diesem Punkte schwerlich aufrecht zu erhalten sein. — Zu den 24% der Drüsen, welchen ein Hilus thatsächlich fehlt, gehören nach meinen Untersuchungen vor allem äusserlich gelegene Lymphknoten, während bei den in der Pleural- und Peritonealhöhle befindlichen Drüsen mit Ausnahme der Lg. lumbales und iliacae ein Hilus mindestens in schwacher Ausbildung zugegen war.

Weiterhin sei betont, dass durchaus nicht etwa bei allen Drüsen des Hundes, was wohl v. Recklinghausen auch nicht gemeint haben wird, die Marksubstanz die Oberfläche erreicht, wennschon dieser Befund beim Hunde häufig zur Beobachtung gelangt. Ich habe nur bei 40% der Drüsen eine derartige oberflächliche Lagerung eines Teiles der Marksubstanz nachweisen können (cf. Fig. 8, m, o), wovon in 60% der Fälle äusserliche Drüsen, in 40% im Innern gelegene betroffen wurden. Es sei aber daran erinnert, dass die Lymphknotengebiete der erstgenannten Drüsen an sich denen der letzteren

an Zahl überlegen sind. Trotzdem muss es auffallen, dass der höhere Prozentsatz von Lymphknoten, bei denen die Marksubstanz eine oberflächliche Lagerung erfährt, gemeinsam mit der Mehrzahl derjenigen Drüsen, welche keinen Hilus besitzen, den äusserlich gelegenen Drüsenregionen zuzurechnen ist. Und so habe ich denn in vielen Fällen gefunden, dass bei den äusseren Lymphknoten das Vordringen der Marksubstanz bis an die Sinus Hand in Hand ging mit dem Fehlen des Hilus; jedoch kann ich dieses Verhältnis nicht, wie v. Recklinghausen an einer späteren Stelle es thut, als für alle äusserlich gelegenen Drüsen gültig bezeichnen, da ich z. B. verschiedene äussere Drüsen gesehen habe, die neben oberflächlicher Lage des Markes einen deutlichen Hilus zeigten.

II. Parenchym.

Wie bereits aus dem eben Erläuterten hervorgeht, ist auch die Verteilung von Rinden- und Marksubstanz bei den Drüsen des Hundes eine recht verschiedene. Ich habe aber keine Drüse gesehen, die nur über eine der beiden Substanzen verfügt hätte, stets waren beide vertreten, allerdings in wechselnder Ausdehnung. Durch das Vordringen der Marksubstanz an die Oberfläche wird bei den oben genannten 40% der Drüsen der Zusammenhang der Rinde unterbrochen, und es werden auch bald rundliche, bald mehr langgezogene Partien derselben vom lymphoiden Rindengewebe abgetrennt. Wie schon erwähnt, gehören zu dieser Gruppe namentlich äusserlich gelegene Drüsen. Andererseits habe ich gefunden, dass bei den übrigen 60% der Lymphdrüsen eine ziemlich regelmässige Anordnung dergestalt festzustellen ist, dass die Rinde thatsächlich die Peripherie, die Marksubstanz dagegen die zentralen und die nach dem Hilus sich hinziehenden Teile der Drüse bevorzugt, dass also der Bau dieser Lymphknoten mehr oder weniger dem allgemeinen Lymphdrüsenschema Rechnung trägt. Diesen Befund in Wirklichkeit zu zeigen, bieten die innerlichen Drüsen den äusseren gegenüber höhere Sicherheit, da ja bei jenen die Marksubstanz seltener Abweichungen erleidet.

a. Rindensubstanz.

Mit dem wechselnden Verhältnis der beiden lymphoiden Substanzen zu einander gehen aber auch

Gestaltungsverschiedenheiten dieser selbst einher. Vor allem ist die Rinde bald schmäler, bald breiter, ohne dass sich die einzelnen Drüsen nach dem Entwicklungsgrad der Rindensubstanz gruppieren lassen. Diese Thatsache kann man auch Freys Angaben in beschränktem Masse entnehmen. Frey hebt nämlich an einer Stelle seiner Spezialabhandlung die „verhältnismässig dünne Rindenschicht der grossen Lymphknoten der Bauchhöhle" hervor und erwähnt ungefähr 20 Seiten später dasselbe von den „das Ausmaass einer Olive erreichenden Inguinaldrüsen des Hundes." Frey hat also bei einer inneren und einer äusseren Drüse die nämliche schmale Beschaffenheit der Rindensubstanz festgestellt. Mir scheint es, als ob die Drüsen des Darmes die verhältnismässig am besten entwickelte Rindensubstanz besässen. Gestützt wird diese Meinung namentlich durch eine von mir angefertigte Schnittserie durch eine ganze Gekrösdrüse, welche in schöner gleichmässiger Ausbildung die Rindensubstanz mit ihren zahlreichen Keimzentren erkennen lässt.

Diejenigen Lymphknoten vorwiegend kleinerer Art, welche eine schmale Rindenschicht besitzen, fallen noch besonders durch folgenden Umstand auf. Infolge der gewöhnlich einschichtigen, dichten Lagerung der rundlichen oder birnförmigen Keimzentren wird nämlich die Begrenzung der Rinde gegen die Marksubstanz eine eigenartig dichtgebogte, indem die sich berührenden Keimzentren mit ihren dem Drüseninnern zugekehrten Partien bogenförmig in die Marksubstanz hineinragen, bisweilen von einem schmalen Mantel von Rindensubstanz bedeckt (cf. Fig. 8, r). Entsprechend der dichteren Zellfüllung der Keimzentren hebt sich die Rinde von der Marksubstanz in der Regel scharf ab. Meines Erachtens ist dieses bogige Eindringen der Rindensubstanz in das Mark eine in den Hundelymphdrüsen nicht selten auftretende Erscheinung, die ich bei etwa 22% aller Drüsen gesehen habe.

Die Keimzentren selbst fand ich von meist rundlicher Form, verschieden dicht gefüllt, teils scharf gegen die Umgebung sich abhebend, teils verschwommen, nicht selten auch aus zwei verschieden zellhaltigen Zonen (cf. Pferd) bestehend, in allen Drüsen des Hundes in schwankender Grösse und Zahl, entweder in einfacher Schicht oder mehrreihig über einander gelagert. Durchschnittlich zählte ich im Gesichtsfeld bei

schwacher Vergrösserung 2,95 Keimzentren, die im Mittel 0,240 mm massen. Als besonders wichtig möchte ich noch betonen, dass meine Schnitte mich zu dem Schluss berechtigen: jüngere Hunde besitzen grosse, deutliche Keimzentren, deren weniger dichte Körnung durch den Protoplasmareichtum der jungen Lymphzellen bedingt ist, auf der anderen Seite lassen ältere Tiere im allgemeinen mehr kleine, verschwommene Keimzentren erkennen.

b. Marksubstanz.

Während sich über die Mächtigkeit der Markmasse verschiedene Autoren in ihren allgemeinen Besprechungen (cf. Pferd) dahin äussern, dass in den im Innern gelegenen Lymphdrüsen die Marksubstanz in der Regel eine höhere Ausbildung darbietet als in den äusseren Lymphknoten, gestatten meine Schnitte nicht, diese Ausführungen als für die Lymphdrüsen des Hundes „in der Regel" zutreffend zu bezeichnen. Ebensowenig kann ich mich Freys speziellerer Darstellung des Verhaltens beim Hund vollkommen anschliessen, wenn er sagt: „Hier sind die grossen Lymphknoten der Bauchhöhle mit einer sehr bedeutenden Markmasse versehen, sodass die Alveolen nur eine verhältnismässig dünne Rindenschicht herstellen. Sie liegen indessen meistens in doppelter oder auch nicht selten dreifacher Reihe, meistens kleinere nach innen zeigend." Allerdings fand ich bei zwei der drei untersuchten Hunde in Schnitten durch das sogenannte Pancreas Aselli diese mehrreihige Anordnung der Keimzentren, es konnte aber infolge der hierdurch bedingten Stärke der Rindensubstanz von einem Ueberwiegen des Markes nicht gesprochen werden. Dasselbe Verhalten trat mir auch in der schon erwähnten Serie durch die Gekrösdrüse entgegen. Nur bei dem dritten Hund war die Rindenschicht der in Frage stehenden grössten Mesenterialdrüse einreihig und schwächer entwickelt als die bedeutendere Marksubstanz. Es dürften somit nicht die inneren Lymphdrüsen als die markreicheren zu bezeichnen sein und den äusserlich gelegenen gegenüber gestellt werden können, man muss vielmehr annehmen, dass diese beiden grossen Lymphknotengruppen sich ziemlich gleichmässig an den Schwankungen derBreitenausdehnung derMarksubstanz zu beteiligen haben.

Eine für die Marksubstanz eines Teiles der Hundelymphdrüsen charakteristische Eigenschaft ist wiederholt Gegenstand

kurzer Besprechungen in den Abhandlungen über den histologischen Bau der Glandulae lymphaticae gewesen. Es handelt sich um das Ueberwiegen der Lymphbahnen über die Markstränge. Hierüber sagt beispielsweise v. Recklinghausen: „In den Lymphdrüsen des Hundes . . . . . nimmt die Lymphbahn relativ viel grösseren Raum ein als die follikuläre Substanz," und Susdorf schreibt sogar: „Beim Hunde nimmt die Lymphbahn in der Marksubstanz einen viel grösseren Raum ein als das cytogene Gewebe." Die Prüfung dieser beiden Darstellungen hat unter Bezugnahme auf meine Schnitte ergeben, dass die beiden Autoren offenbar die in einzelnen Drüsen vorgefundenen Verhältnisse ganz allgemein auf alle Lymphknoten des Hundes übertragen haben, was kaum berechtigt sein dürfte. Es würde über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen, wollte ich meine Ansicht zahlenmässig beweisen; denn dazu würden genaueste Messungen aller Lymphbahnen erforderlich sein. Es genüge deshalb hier die Angabe, dass ich bei ungefähr der Hälfte aller Drüsen des Hundes die Lymphbahnen der Marksubstanz breiter als die Markstränge gefunden habe (cf. Fig. 8, l), und dass dieses Verhalten nach meiner Ueberzeugung bei den Lymphknoten der Peritonealhöhle regelmässiger und schärfer zum Ausdruck gelangt als bei den übrigen Drüsen.

An den anderen in den Lymphknoten befindlichen Lmpyhwegen konnte ich nur das für die Drüsen aller Tiere gültige Schwanken in der Breite des Lumens bemerken.

Was endlich meine Untersuchungen über das Retikulum angeht, so bin ich zu demselben Ergebnis gekommen wie Frey, welcher sagt: „Ich habe die Lymphdrüsen von verschiedenen Körperstellen eines sehr grossen weiblichen Jagdhundes auf ihre Zellennetze untersucht, ohne irgendwie nennenswerten Differenzen begegnet zu sein." Auch ich habe Unterschiede im Bau des Retikulums in den verschiedenen Lymphknoten nicht finden können.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen der Lymphdrüsen sind folgende:

Pferd.

1. Die Lymphdrüsen des Pferdes lassen sich nach der Stärke der Kapsel und Septen in Gruppen ordnen, und zwar sind die dem Darmkanal und seinen Anhängen zugehörigen Lymphdrüsen sowie die Bronchial- und Mediastinaldrüsen in der Regel gerüstarm, die sämtlichen äusserlich gelegenen Lymphknoten gerüstreich, während die den Wandungen der beiden grossen Körperhöhlen anliegenden Lymphdrüsen in der Mitte dieser zwei Gruppen stehen.
2. Das Septensystem ist vorwiegend in der Rindensubstanz schwach entwickelt.
3. Ungefähr 60 % der Pferdelymphdrüsen besitzen einen Hilus, bei den übrigen 40 % fehlt er.
4. Die Schwankungen im Auftreten des Hilus erstrecken sich gleichmässig auf alle Lymphdrüsengebiete.
5. Das Verhältnis der Rinden- zur Marksubstanz ist ein denkbar verschiedenes.
6. Die Rindensubstanz findet ihre höchste Entwicklung in den Bronchial-, Mediastinal- und Magenlymphdrüsen, ihre geringste dagegen in den Drüsen des Darmkanals.
7. Die Sekundärknotenbildung ist bei den gerüstreichen Lymphknoten ausgesprochener als bei den gerüstarmen. Deshalb findet man bei letzteren meist eine breit zusammenhängende Rindensubstanz.
8. In 90 % aller Pferdelymphdrüsen sind Keimzentren von variierender Deutlichkeit vorhanden. Häufig treten in ihnen zwei verschieden dicht gekörnte Zonen auf.
9. Die Keimzentren liegen in der Rindensubstanz und zwar meist in der unmittelbaren Nähe der Drüsenoberfläche sowie der Septen, seltener in zentralen Partien. Letzterer Fall gelangt am häufigsten in den gerüstarmen Drüsen zur Beobachtung, die zugleich eine gering entwickelte Marksubstanz besitzen.
10. Bei schwacher Vergrösserung finden sich im Gesichtsfeld durchschnittlich 2,56 Keimzentren, die im Mittel 0,245 mm messen.
11. Aeltere Tiere haben weniger und undeutlichere Keimzentren als jüngere.
12. Nach der Stärke des Auftretens der Marksubstanz kann man die Lymphdrüsen in Gruppen ordnen. Am ausgeprä-

testen ist die Marksubstanz in den Drüsen der Peritonealhöhle, am wenigsten entwickelt in den Lg. bronchiales, mediastinales und gastricae; die äusserlichen Körperlymphdrüsen stehen in der Mitte.

13. Bei 20 % der Drüsen aller Regionen erreicht die Marksubstanz stellenweise die Drüsenoberfläche.
14. In manchen, namentlich äusserlich gelegenen Lymphknoten wird durch das Eindringen des hochaufsteigenden, sich weit verzweigenden Hilusstromas in die Rinde das Vorhandensein einer Marksubstanz vorgetäuscht.
15. Unterschiede im Bau des Retikulums bestehen bei den verschiedenen Drüsen nicht.
16. Die Weite der Lymphwege schwankt.
17. In 20 % aller Pferdelymphdrüsen ist ausser dem bekannten System der Sinus und Lymphgänge noch ein zweites System von Kavernen und kavernösen Gängen vorhanden, welches frei das lymphoide Gewebe der Rindensubstanz durchzieht, ohne von Gerüstzügen begleitet zu sein.

Rind.

1. Kapsel und Septen sind bei den Rinderdrüsen stark entwickelt und reich an glatten Muskelfasern.
2. Die inneren Drüsen besitzen im allgemeinen eine schmälere Kapsel und weniger Septen als die äusserlichen. Gewöhnlich stehen Lenden-, Nieren-, Leber- und Darmdrüsen an der Spitze der gerüstärmeren Drüsen, während die übrigen zu den meist gerüstreichen Achsel-, Bug- und Kniekehlendrüsen den Uebergang bilden.
3. Die stark entwickelten und zahlreich auftretenden Trabekeln bedingen einen ausgeprägten alveolären Bau der Drüsen.
4. Ein hoch entwickeltes Septennetz zeichnet die Marksubstanz der meisten Lymphknoten aus.
5. Ein deutlicher Hilus findet sich bei etwa 70 % aller Drüsen. bei 30 % wird er durch eine entsprechende Kapselverstärkung ersetzt, die sich bisweilen bogenförmig in die Markmasse einbuchtet.
6. Die im Auftreten des Hilus vorkommenden Unterschiede verteilen sich auf alle Regionen ungefähr gleichmässig.
7. Alle Rinderdrüsen genügen der schematischen Forderung der Verteilung von Rinden- und Marksubstanz; in manchen findet

man sogar eine Schichtung der beiden Substanzen über einander vor.

8. Rinden- und Marksubstanz sind beträchtlichen Schwankungen unterworfen, welche jedoch bei den Lymphknoten aller Gebiete ungefähr gleich stark zur Beobachtung gelangen.
9. Sämtliche Drüsen besitzen Keimzentren. Diese zeigen eine wechselnde Zellfüllung und Deutlichkeit sowie grössere Formverschiedenheiten, ohne dass hiervon einzelne Drüsen regelmässiger betroffen würden als die anderen.
10. Es finden sich im Gesichtsfeld etwa 2,38 Keimzentren mit einem durchschnittlichen Quermass von 0,276 mm.
11. In 10 % der Drüsen dringen schmale Markstreifen bis an die Oberfläche vor.
12. Manche Lymphknoten lassen an den Marksträngen die Entstehung aus den Sekundärknoten und den ununterbrochenen Verlauf durch die Marksubstanz besonders schön erkennen.
13. Drüsen, bei denen Rinden- und Marksubstanz übereinander geschichtet sind und zugleich der Hilus nur durch eine Kapselverdickung angedeutet ist, besitzen ein Markgeflecht, dessen Stränge fast stets zur Kapsel parallel laufen.
14. Die Struktur der Zellennetze ist in den verschiedenen Lymphdrüsen dieselbe.
15. Die Lymphsinus zeichnen sich häufig durch besondere Breite aus.
16. Die Lymphgänge sind speziell am Uebergange der Rinden- in die Marksubstanz oft besonders weit und ausgedehnt.

Schwein.

1. Die Kapsel ist im allgemeinen bei allen Schweinedrüsen schwach.
2. Das namentlich im Zentrum der Drüse gut entwickelte Septensystem geht nur in geringem Umfange Verbindungen mit der Kapsel ein.
3. Die Lymphdrüsen des Schweines lassen sich nach der Stärke der Kapsel und vor allem der Septen in Gruppen ordnen. Die Drüsen des Magens und Darmes und seiner Anhänge sind gerüstarm, die äusserlichen Drüsen gerüstreich. Die Drüsen der Brusthöhle und die übrigen Lymphknoten der Bauchhöhle schlagen zwischen beiden Gruppen die Brücke.

4. Der Hilus ist meist nur andeutungsweise vorhanden.
5. Die Rindensubstanz bildet den überwiegenden Hauptbestandteil des ganzen Parenchyms.
6. Die Rindensubstanz besteht in allen Lymphdrüsen aus einem zellenreichen, fast stets keimzentrenhaltigen und einem zellärmeren, lymphoiden Gewebe, welches der Keimzentren entbehrt.
7. Die keimzentrenhaltige Substanz bildet in der Hauptsache mehr den Kern des Lymphknotens, den die zellärmeren Partien ringförmig umgeben und vielfach in Form breiter Streifen durchsetzen.
8. Das Retikulum der zellärmeren Substanz ist engmaschiger und in seinen einzelnen Elementen stärker gebaut als dasjenige der zellreichen Partien. Beide Retikulumarten gehen ohne Grenze in einander über.
9. Die Zellennetze der Drüsen verschiedener Regionen zeigen einen übereinstimmenden Bau.
10. Fast alle Lymphdrüsen des Schweines enthalten Keimzentren, die meist rund und scharf begrenzt sind. Bei schwacher Vergrösserung zählt man im Gesichtsfeld durchschnittlich 6,26 Keimzentren, deren Quermesser etwa 0,246 mm beträgt.
11. Die Marksubstanz ist sehr gering entwickelt und nur bei 30% der Drüsen nachweisbar. Sie liegt fast ausschliesslich in den peripherstenPartien der helleren Substanz, aus deren Strängen sie hauptsächlich gebildet wird.
12. Der Reichtum an Keimzentren und die starke Ausdehnung der Rindensubstanz sind charakteristische Eigenschaften der Lymphdrüsen des Schweines, durch welche sich fast alle Drüsen ohne grundsätzliche Unterschiede auszeichnen.
13. Die Lymphsinus erstrecken sich ohne bedeutende Unterbrechungen unter der Kapsel meist rund um das Parenchym, wodurch höchstwahrscheinlich oberflächliche Lymphströme in reichem Masse bedingt werden.
14. Die Lymphdrüsen des Schweines sind arm an Lymphwegen.
15. Die abführenden Lymphwege nehmen, vermutlich in der Hauptsache, ihre Entstehung in dem zellenärmeren Teile des Parenchyms.
16. Kavernenbildung ist selten.

Hund.

1. Die Kapsel und Gerüst der Lymphdrüsen des Hundes betreffenden Schwankungen beziehen sich fast gleichmässig auf die Drüsen aller Regionen, doch besitzen die Lymphknoten der Pleural- und Peritonealhöhle im allgemeinen ein schwächeres Gerüst als die äusserlich gelegenen.
2. Ein Hilus ist bei ungefähr 57 % aller Drüsen vorhanden, bei 19 % ist er angedeutet und bei 24 % fehlt er. Zu diesen 24 % gehören vor allem äusserliche Drüsen.
3. Rinden- und Marksubstanz kommen, in sehr verschiedener Ausdehnung, in allen Drüsen vor.
4. 60 % der Drüsen zeigen einen regelmässigen Bau, insofern als die Rindensubstanz thatsächlich die Peripherie, die Marksubstanz dagegen die zentralen und die nach dem Hilus hinziehenden Teile des Lymphknotens bevorzugt. Diesen Befund lassen fast regelmässig die innerlichen Drüsen erkennen.
5. Die Breite der Rindensubstanz schwankt, ohne dass sich hiernach die Drüsen gruppieren lassen.
6. Bei etwa 20 % der Drüsen vorwiegend kleinerer Art, welche eine schmale Rindenschicht besitzen, wird die Begrenzung der Rinde gegen die Marksubstanz eine eigenartig dichtgebogte dadurch, dass die rundlichen, sich berührenden Keimzentren bogenförmig in die Marksubstanz hineinragen.
7. Alle Drüsen sind durch Keimzentren ausgezeichnet, welche meist rundlich sind, einen wechselnden Füllungsgrad haben und häufig aus zwei verschieden zellhaltigen Zonen bestehen. Durchschnittlich sind im Gesichtsfeld bei schwacher Vergrösserung 2,95 Keimzentren vorhanden, deren Quermesser ungefähr 0,240 mm beträgt.
8. Jüngere Tiere besitzen in der Regel grosse, deutliche Keimzentren, ältere dagegen kleine, verschwommene.
9. Alle Lymphdrüsenregionen beteiligen sich ziemlich gleichmässig an den Schwankungen der Breitenausdehnung der Marksubstanz.
10. An 40 % der Lymphknoten lässt sich eine oberflächliche Lagerung der Marksubstanz nachweisen.
11. Bei vielen äusserlichen Drüsen geht das Vordringen der Marksubstanz an die Oberfläche mit dem Fehlen des Hilus Hand in Hand.

12. Das Retikulum zeigt in allen Lymphdrüsen den nämlichen Bau.
13. Die Breite der Lymphbahnen schwankt unterschiedslos in allen Drüsen.
14. Ungefähr in der Hälfte der Lymphknoten aller Regionen übertreffen die Lymphwege die Markstränge an Breite.

Aus den obigen Besprechungen ergiebt sich auf die im Thema zuerst gestellte Frage die Antwort:

Es bestehen zwischen den verschiedenen Stellen des Körpers entnommenen Lymphdrüsen von Tieren derselben Gattung histologische Unterschiede, die teils mit einer gewissen Regelmässigkeit in Lymphknoten derselben Drüsenregion wiederkehren, teils gleichmässig auf alle Lymphdrüsen sich erstrecken.

Wennschon in den vorangegangenen, für jede Tiergattung gesonderten Ausführungen die histologischen Unterschiede zwischen den Lymphdrüsen von Pferd, Rind, Schwein und Hund zum grossen Teil mit klargelegt worden sind, so verlangt die Beantwortung der zweiten, im Thema enthaltenen Frage „Wodurch unterscheiden sich die Lymphdrüsen der Vertreter von verschiedenen Tiergattungen (Pferd, Rind, Schwein, Hund) in Bezug auf ihren histologischen Bau?" doch noch eine kurze vergleichende Gesamtübersicht der hauptsächlichsten histologischen Unterschiede, für die natürlich die oben mitgeteilten Ergebnisse die Grundlage bilden.

Bereits in der Stärke des Stützgerüsts machen sich bedeutende Schwankungen in den Drüsen der genannten Gattungsrepräsentanten bemerkbar. Im allgemeinen besitzt das Rind die stärkste Gerüstsubstanz, die zugleich am reichlichsten glatte Muskelfasern enthält, dann folgt an zweiter Stelle das Pferd, hierauf das Schwein und zum Schlusse der Hund. Bezüglich des Septensystems ist noch zu erwähnen, dass dasselbe beim Rind in Rinden- und Marksubstanz gut entwickelt ist, sodass die Rinderdrüsen infolge der zahlreichen Trabekeln sowohl den alveolären Bau am besten erkennen lassen als auch das wohlentwickelste Septennetz in der Marksubstanz aufweisen; beim Hunde ist eine ähnliche Anordnung der Scheidewände vorhanden, aber nicht in so hohem Masse wie beim Rind. Anders verhalten sich Pferd

und Schwein. Die Rindensubstanz der Pferdelymphdrüsen ist in der Regel septenarm, weshalb dieser Teil des Parenchyms häufig breit zusammenhängend auftritt, die Marksubstanz jedoch ist ziemlich septenreich; das Schwein endlich nimmt eine abweichende Stellung insofern ein, als die Trabekeln nur geringe Verbindungen mit der schwachen Kapsel eingehen, dafür aber im Innern der Drüsen um so reicher auftreten, wobei sich im Zentrum häufig ein besonders starker, gefässhaltiger Gerüstzug befindet. Aehnliche Unterschiede bestehen bezüglich des Hilus sowie des Hilusstromas. Hierbei nimmt das Schwein wieder eine Sonderstellung ein, da der Hilus höchstens durch eine Kapselverstärkung vertreten ist, also in den meisten Fällen fehlt, und somit ein eigentliches Stroma nur selten sich entwickelt hat. Auf der andern Seite steht das Rind, welches in etwa 70% aller Drüsen einen deutlichen Hilus und in den übrigen 30% wenigstens eine teils in die Marksubstanz eingebuchtete Verdickung der Kapsel zeigt. Pferd und Hund besitzen nur in ungefähr 60% der Lymphknoten einen mehr oder weniger dem Schema entsprechenden Hilus, der sonst nur angedeutet ist oder auch vielfach gänzlich fehlt. Die beste Entwicklung des Hilusstromas findet man beim Pferd und teilweise beim Rind.

In noch stärkerem Masse wie das Stützgerüst unterliegt das Parenchym Schwankungen. Das Verhältnis von Rinden- und Marksubstanz ist am konstantesten beim Rind, indem in allen Drüsen dieses Tieres die genannten Substanzen vorkommen und zwar mit wenigen Ausnahmen in regelmässiger Anordnung, sodass die Rinde meist peripher und das Mark zentral und am Hilus liegt, oder erstere bei geschichteter Lagerung den oberen, letzteres den unteren Teil der Drüse innehat. Einen ebenso konstanten, allerdings von dem der Drüsen der drei anderen Tiergattungen völlig abweichenden Bau zeigen die Drüsen des Schweines. Hier vertritt die Rindensubstanz entweder das gesamte Parenchym oder ist von einem meist unterbrochenen, peripheren Saum der gering entwickelten Marksubstanz umgeben, die sich nur selten auch im Innern der Drüse vorfindet. Grosse Unregelmässigkeiten in der Verteilung von Rinde und Mark treten dem Beobachter aber bei Pferd und Hund entgegen, was namentlich dadurch bedingt ist, dass die Ausbreitung der Marksubstanz stark variiert und diese hierbei häufig die Rinden-

substanz durchdringt und an der Drüsenoberfläche zu Tage tritt. Beim Pferde kann sogar die Marksubstanz die Rinde völlig verdrängen; auf der anderen Seite aber erfährt sie in einzelnen Drüsen eine so geringe Ausbildung, dass in manchen Schnitten das Parenchym nur aus Rindensubstanz besteht.

Für die Rindensubstanz sind die Keimzentren charakteristisch, die bei Rind, Schwein und Hund fast in allen Lymphknoten vorkommen, dagegen in 10% der Pferdelymphdrüsen fehlen. Die Drüsen des Schweines bedürfen noch besonderer Beachtung, weil bei ihnen ausser dem keimzentrenhaltigen Teile auch Partien der Rindensubstanz ohne Keimzentren mit Regelmässigkeit auftreten. Während beim Schwein die Keimzentren in der Mehrzahl rund und scharf gegen die Umgebung begrenzt sind, erscheinen sie bei den übrigen Tieren häufig verschwommen und erleiden auch mehrfach Abweichungen von der Kugelform. Die grössten Keimzentren besitzt das Rind, die meisten hingegen das Schwein.

Auch bezüglich des Retikulums des lymphoiden Gewebes ihrer Drüsen unterscheidet sich die zuletzt erwähnte Tiergattung von den übrigen. Obwohl auch bei Pferd, Rind und Hund die Maschen wie Gewebselemente des Zellennetzes sich nicht in allen Teilen des Parenchyms gleichen, sondern in der Marksubstanz gewöhnlich ein engeres und festeres Gefüge haben als in der Rindensubstanz, sind trotzdem den Schweinelymphdrüsen zum Unterschiede von den drei anderen Tiergattungen zwei wohl zu trennende Retikulumarten eigentümlich, wie aus dem über die Lymphknoten des Schweines handelnden Absatz zu entnehmen ist.

Betreffs der Lymphwege machen sich gleichfalls Variationen bei den verschiedenen Tiergattungen geltend. Abgesehen von physiologischen Einflüssen sind die Lymphwege, besonders die Sinus, beim Rinde am breitesten, beim Schwein am schmalsten, wie dieses Tier überhaupt eine bedeutende Armut an Lymphwegen erkennen lässt. Eine Besonderheit ungefähr der Hälfte aller Hundelymphdrüsen besteht darin, dass die Lymphgänge der Marksubstanz die Stränge an Breite zum Teil bedeutend übertreffen. Und was zum Schluss das Pferd angeht, so sind etwa 20% seiner Lymphdrüsen ausser dem bekannten System der Sinus und Gänge durch ein besonderes Lymphkavernensystem ausgezeichnet, welches frei das Parenchym durchsetzt.

Am Schlusse meiner Arbeit spreche ich Herrn Medicinalrat Dr. Schmorl, Prosektor am Stadtkrankenhause zu Dresden, meinen verbindlichsten Dank dafür aus, dass er mit grösster Liebenswürdigkeit die mikrophotographischen Aufnahmen meiner Retikulumpräparate gemacht hat.

Litteraturangaben.

1. G. Eckard: De glandularum lymphaticarum structura, Berolini 1858, Diss
2. F. v. Recklinghausen: Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, Leipzig 1871.
3. His: Beiträge zur Kenntnis der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen in der Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, Bd. X, 1860 und Bd. XI. 1862.
4. Ludwig Teichmann: das Saugadersystem, 1861.
5. A. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 1867.
6. Derselbe: „Ueber den feineren Bau und die Funktionen der Lymphdrüsen" in den Verhandlungen der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft in Würzburg, 1854.
7. H. Frey: „Untersuchungen über die Lymphdrüsen des Menschen und der Säugetiere," Leipzig 1861.
8. Ellenberger und Baum: Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Haustiere, 1900.
9. Dieselben: Systematische und topographische Anatomie des Hundes, Berlin 1891.
10. A. B. Lee und P. Mayer: Grundzüge der mikroskopischen Technik, 1900.
11. Sussdorf: Ellenberger, Vergleichende Histologie der Haussäugetiere, Berlin 1887.
12. H. Frey: Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen, 1874.
13. Brücke: Sitzungsbericht und Denkschrift der Akademie der Wissenschaften zu Wien, Bd. X, 1853 bezw. 1854.
14. Philipp Stöhr: Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen, 1894.
15. W. Flemming: „Studien über Regeneration der Gewebe; I. die Zellvermehrung in den Lymphdrüsen und verwandten Organen und ihr Einfluss auf deren Bau," im Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 24, 1885.
16. W. Krause: Handbuch der menschlichen Anatomie, I. Band (Allgemeine und mikroskopische Anatomie), 1876.
17. G. Armauer-Hansen: „Bidrag til Lymphkjertlerness normale og pathologiske Anatami," Christiania, prisbelönnet Afhandling, 1871, H. J. Jensen.
18. J. H. Chievitz: „Zur Anatomie einiger Lymphdrüsen im erwachsenen und fötalen Zustande" im Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1881.

19. A. Rauber: Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 1898.
20. Billroth: Beiträge zur pathologischen Histologie, Berlin 1858.
21. Heinrich Hoyer: „Beitrag zur Kenntnis der Lymphdrüsen“ im Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 34. 1889.
22. Fr. Saxer: „Ueber die Entwicklung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und der weissen Blutkörperchen.“ Anat. Hefte XIX/XX. 1896.
23. O. Heyfelder: „Ueber den Bau der Lymphdrüsen,“ Breslau 1851.
24. Eduard Schwarz: Sitz.-Ber. der Akad. d. Wissensch. zu Wien, mathemat.-naturwiss. Klasse, Bd. 55, Abt. 1., p. 671, 1867.
25. E. Klein: Elements of Histology, London 1883.
26. Ellenberger und Günther: Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere, 1901.
27. Georg Schmorl: Birch-Hirschfeld, Lehrbuch der Pathologischen Anatomie, Leipzig 1897.
28. Donders: Nederl. Lancet., 3. Ser., 2. Jaarg.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV und XXV.

Die Zeichnungen (Figur 1—8) sind von Herrn Maler Leonhardt in Leipzig angefertigt worden.

Figur 1.

Kombiniert aus einer Scham-, Achsel- und Mesenterialdrüse vom Pferd.

K = Kapsel
s = Septum
h = Hilus
r = Rinde
m = Marksubstanz, die bei
o = die Oberfläche erreicht,
kz = Keimzentrum mit Zone
si = Sinus.

Figur 2.

Skizze einer Leistendrüse vom Pferd.

hs = Hilusstroma
g = Gefäss
r = Rinde
r' = scheinbarer Markstrang.

Figur 3.

Skizze einer Milzdrüse vom Pferd.

K = Kapsel
s = Septum
r = Rinde
c = Kaverne.

Figur 4.

Skizze einer Achseldrüse vom Rind.

K = Kapsel
s = Septum
h = Hilus
r = Rinde
m = Marksubstanz
l = Lymphgang.

Figur 5.

Skizze einer Submaxillardrüse vom Rind.

h = Hilus
sn = Septennetz
ms = Markstrang
l = Lymphgang.

Figur 6.

Skizze einer Magendrüse vom Rind.

K = Kapsel
s = Septum
sn = Septennetz
h = Hilus (als Kapselverdickung)
r = Rinde
m = Marksubstanz.

Figur 7.

Kombiniert aus einer Retropharyngeal- und Leberdrüse vom Schwein.

K = Kapsel
k = Keimzentrum
s = Septum
s' = zentrales Septum
h = Hilus
r^1 = zellenreiches Parenchym der Rindensubstanz
r^2 = zellenarmes „ „ „
m = Marksubstanz
si = Sinus
l = Lymphgang.

Figur 8.

Skizze einer Achseldrüse vom Hund.

r = Rindensubstanz
m = Marksubstanz, erreicht bei
o = die Oberfläche,
l = Lymphgang.

Die Figuren 9—11 sind mikrophotographische Reproduktionen von Lymphdrüsenschnitten. Sie veranschaulichen sämtlich das Stützretikulum in den Lymphdrüsen. Die rundlichen, retikulumlosen Stellen bezeichnen die Lage der Keimzentren.

Figur 9.

Stützgerüst und Retikulum einer Mediastinaldrüse vom Rind.

Figur 10.

giebt eine Partie aus einer Milzdrüse vom Schwein bei starker Vergrösserung wieder. Sie zeigt den Uebergang der beiden Retikulumarten.

Figur 11.

Teil einer Mesenterialdrüse vom Schwein bei starker Vergrösserung.

Das Trigeminusganglion des Orang.

Kurze Mitteilung

von

Dr. **Hermann Coenen,**

Vol. Assistenten an der Kgl. chirurgischen Universitätsklinik zu Berlin.

Durch die Liebenswürdigkeit meines Freundes Dr. Max Koch, Assistenten am pathologischen Institut, kam ich in die Lage, das Trigeminusganglion eines wenige Stunden vorher an Enteritis gestorbenen dreijährigen Borneo-Orangs[1]) (Simia satyrus L.) zu untersuchen. Dasselbe hat makroskopisch die grösste Aehnlichkeit mit dem des Menschen: es ist nur entsprechend kleiner. Die Fixation und Härtung geschah in 96% Alcohol, die Färbung nach Einbettung in Celloidin nach den Vorschriften von Nissl.

Die mikroskopische Untersuchung ergab bemerkenswerte Resultate.

Das die Ganglienzellen umgebende Bindegewebe ist nicht so regelmässig angeordnet, wie beim Menschen, wo jede einzelne Ganglienzelle ihren schöngeformten regelmässigen Kranz von Bindegewebszellen hat.

Die Ganglienzellen, die den Hauptvorwurf des Studiums bildeten, zeigten folgende Typen:

1. Spärlich, aber sehr in die Augen fallend sind grosse, meist hellere Ganglienzellen von runder oder etwas ovaler Form

[1]) Derselbe stammte aus dem Berliner Zoologischen Garten.

mit fast genau in der Mitte liegendem, rundem oder schwachovalem Kern, dickem Kernkörperchen und sehr deutlicher Kernmembran. Die im Zellleib schön ausgebildete tigroide Substanz ist feiner, als die der Ganglienzellen des menschlichen Ganglion Gasseri, und steht hier nicht so dicht. Um den Kern sind die Tigroidkörper dichter angeordnet. Als äusserste Begrenzung des Zellleibes haben wir einen Kranz von Tigroid gröberer Anordnung. Die Intergranularsubstanz des Zellleibes ist nicht gefärbt.

2. Ziemlich spärlich sind Ganglienzellen, die meist kleiner sind, als die beschriebenen und sich vor allem durch ihr viel feineres und nicht so dicht stehendes Tigroid auszeichnen; der Randschollenkranz erscheint dagegen bei dieser Zellform sehr deutlich. Kern und Gestalt bieten keine Besonderheiten. Die Intergranularsubstanz ist schwachblau gefärbt. Die Grösse dieser Ganglienzellen ist sehr verschieden, indem dieselben bis zur Hälfte der Grösse der ersten Gruppe herabsteigen können.

3. Sehr charakteristisch für das Trigeminusganglion des Orang sind kleinere, rundliche Ganglienzellen, welche an Zahl bedeutend über alle andern überwiegen und etwa ein Drittel bis halb so gross sind, wie die Ganglienzellen der ersten Gruppe. Sie sind charakterisiert durch ihren schwachblau gefärbten Zellleib, der auch bei starkem Trockensystem (Zeiss DD.) vollständig homogen erscheint bis auf den hier kräftig entwickelten Randschollenkranz. Mit der Immersionslinse aber sieht man in diesem anscheinend homogenen Zellleib äusserst feine und ganz spärlich stehende Granula in blau gefärbter Intergranularsubstanz. Der Kern liegt vielfach excentrisch, hat aber sonst keine Besonderheiten.

4. Die Ganglienzellen dieser Gruppe sind die kleinsten im Trigeminusganglion des Orang vorkommenden und ziemlich spärlich. Man sieht auch bei stärkster Vergrösserung in ihnen keine Granula, sondern nur einen homogenen, dunkel gefärbten Zellleib mit kräftigem Randschollenkranz. Ihre Form bietet ausser ihrer Kleinheit nichts bemerkenswertes.

Zwischen diesen vier aufgestellten Zelltypen giebt es Uebergänge. —

Die Ganglienzellen des 1. Zelltypus sind denen des menschlichen Ganglion Gasseri am meisten ähnlich, unterscheiden sich aber von denselben durch ihre geringere Grösse, ihre feinere

Tigroidsubstanz und den schärfer hervortretenden Randschollenkranz. Wir müssen diesen Zelltypus als den höchstentwickelten des Trigeminusganglions des Orang bezeichnen. Die am niedrigsten stehenden Ganglienzellen sind die der 4. Gruppe, deren Zellleib klein und noch nicht differenziert ist; dann folgt aufwärts die Zellgruppe 3 mit spärlichem Trigoid, darauf die am meisten vertretene 2. Gruppe mit zahlreichen Tigroidkörpern, während die menschenähnliche, hochentwickelte 1. Gruppe den Schluss bildet. Mit der Höhe der Entwicklung und der Differenzierung des Zellleibes nimmt auch die Grösse zu. —

Im Trigeminusganglion des Menschen kommen Ganglienzellen ohne tigroide Substanz nicht vor, sondern alle Ganglienzellen, auch die kleinsten, haben ein gut differenziertes Tigroid. Dagegen sind solche nach v. Lenhossék vorhanden in den menschlichen Spinalganglien, die ja die hohe Entwicklung des Trigeminusganglions, mit dem sie sonst aber auf gleicher Stufe stehn, nicht erreichen. Von diesem Gesichtspunkte aus entspricht also das Trigeminusganglion des Orang eher dem menschlichen Spinalganglion, obwohl es auch dieses in der Höhe der Entwicklung und Differenzierung der Ganglienzellen nicht ganz erreicht.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut und der I. Königl. Universitäts-Augenklinik zu Berlin.

Ueber die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges.

Von
Dr. med. **H. Herzog,** Berlin.

Hierzu Tafel XXVI—XXIX und 6 Textfiguren.

Bekanntlich ist die Frage betreffend die Entwicklung der Muskulatur des Kopfes auch gegenwärtig noch Gegenstand lebhafter Controverse.

Nachdem van Wijhe (1) an Selachiern den Nachweis geliefert hatte, dass entprechend der Myotomie des Körpers auch am Kopfe eine Segmentierung der die Fortsetzung der Leibessäcke darstellenden Kopfhöhle erfolgt, so dass der Kopf in Kopfsomite und Branchiomeren gegliedert ist, und dass sich aus den Kopfsomiten bei Selachiern die äusseren Augenmuskeln entwickeln, hat sich die Frage nach der Histogenese der Kopfmuskulatur dahin zugespitzt, ob die quergestreifte Muskulatur des Kopfes sich von den Epithelzellen des die Kopfhöhlensegmente aus kleidenden Epithelialüberzuges, oder ob sie sich unabhängig von epithelialen Zellkomplexen aus an bestimmten Stellen angehäuften Mesenchymzellen entwickelt. Letztere Ansicht wird bekanntlich besonders von C. Rabl (2), wie von Reuter (3), der die Entwicklung der äusseren Augenmuskulatur excl. Lidmuskulatur beim Schweine verfolgte, vertreten.

Die ganze Frage hat ein weit über den morphologisch-histogenetischen Standpunkt hinausgehendes Interesse. Es handelt sich dabei um nichts weniger, wie darum, welche Bedeutung der Mesenchymzelle Hertwigs überhaupt zukommt.

Ist dieselbe nach und durch ihr Ausscheiden aus dem festen Zellverbande der epithelialen Bewandung der Leibeshöhlen zu einem Element geworden, das als ein von den zelligen Elementen

der Epithelzellenlager grundverschiedenes anzusehen ist, dem im Gegensatz zu den Epithelzellen die Eigenschaft, als universeller Gewebsbildner aufzutreten, abhanden gekommen, und welches dementsprechend als ein minderwertiges anzusehen ist? Diese Frage ist für die Entzündungslehre — in dem die sog. epitheloiden Zellen mit den embryonalen Mesenchymzellen absolut identisch sind — wie für die Geschwulstlehre, insbesondere für die Verwandtschaftsfrage der verschiedenen Geschwulstarten von fundamentaler Bedeutung.

Gerade nach dieser Richtung hin, ist es bei der vorliegenden Untersuchung möglich gewesen, einige Aufschlüsse zu gewinnen.

In ein ganz neues Stadium ist die Frage nach der Histogenese der Kopf- bezw. Augenmuskeln getreten durch die gar nicht genug zu würdigende Entdeckung von M. Nussbaum (4), dass der Muscul. Sphincter pupillae ein Produkt des ectodermalen Keimblattes im engeren Sinne ist, eine Entdeckung, die um so auffallender ist, als man doch bei der jahrzehntelangen Controverse über den Muscul. Dilatator pupillae oft genug Gelegenheit genommen hatte, die Irismuskulatur zu studieren. Bestätigte es sich auf Grund dieser Entdeckung, dass, wie es z. B. noch Szili (5) möglich erscheint, auch die übrige Innenmuskulatur des Auges vom Epithelialgewebe abstammt, so würde die Annahme eines Ursprunges der Muskelzellen ausschliesslich und direkt aus Epithelzellen, und damit indirekt auch die Kopfmyotomtheorie bezw. eine weitere Ausdehnung derselben, ganz wesentlich an Sicherheit gewonnen haben.

Es erschien deshalb Verfasser vom ophthalmologischen, wie vom allgemeinen anatomisch-medizinischen Standpunkte aus ausserordentlich wichtig, die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen.

Dieselbe wurde im Frühjahr vorigen Jahres (1901) begonnen und sind die Resultate derselben bereits in einer vorläufigen Mitteilung in der Zeitschrift für Augenheilkunde, redig. von H. Kuhnt und J. v. Michel (Bd. VII, Heft1 und 2), niederlegt. Inzwischen ist im Oktoberheft des Anatomischen Anzeigers von A. Szili aus dem anatomischen Institut zu Budapest eine Mitteilung über die Entwicklung des Musk. Sphincter pupillae beim Menschen erschienen. Die Arbeit von Heer-

fordt (6) ist mir erst in letzter Zeit zugänglich geworden.

Meine Auffassung über die Entwicklung des Dilatator hat sich vollständig unabhängig auf Grund meiner Präparate vom Kaninchen und menschlicher Embryonen entwickelt. Die Veröffentlichung meiner bezüglich des Sphincter und des Dilatator bereits im August v. Js. feststehenden Resultate hat sich verzögert, weil mich in dem Bestreben, die Entwicklung sämmtlicher Binnenmuskeln des Auges klarzustellen, der Nachweis der Entwicklung des Musculus ciliaris aus besonderen Gründen (s. u.) unverhältnismässig aufgehalten hat.

Das Ungewöhnliche an der Nussbaum'schen Entdeckung ist ja natürlich nicht darin zu sehen, dass die Muskelzellen des Sphincter aus Epithelzellen hervorgehen.

Aus der Histogenese der quergestreiften Muskulatur des Rumpfes wissen wir ja schon lange, dass sich das sog. Myotom aus den Epithelzellen der proximalen Wand der von den Coelomsäcken sich abschnürenden Ursegmente entwickelt, wie das a. v. A. bekanntlich von C. Rabl (7) eingehend bei Embryonen von Pristiurus beschrieben und dargestellt ist. Wir wissen ferner auf Grund einer Mitteilung von M. Heidenhain (8), dass die glatte Muskulatur der Hautdrüsen gewisser Amphibien sich direkt aus dem Epithel des Drüsenhalses entwickelt.

Das Ueberraschende an der Entdeckung von M. Nussbaum dürfte vielmehr wohl darin bestehen, dass **Epithelzellen des cerebro-spinalen Nervensystems,** die schon eine weitgehende Differenzierung in die Zellen einer in diesem Stadium bereits hoch entwickelten Netzhaut eingegangen sind, das Material darstellen, aus welchem die Muskelzellen des Sphincter pupillae hervorgehen. Es reiht sich deshalb dieser Vorgang in gewissem Sinne den Erscheinungen der Heteromorphose an, wie sie am Auge in der Form der Linsenregeneration vom Retinalepithel aus (Colluci [10] Fischel ([11]) beobachtet sind.

Das Neuartige war naturgemäss das zunächst Anziehende. und erstreckten sich daher die ersten Untersuchungen auf das Studium der Entwicklungsverhältnisse des Sphincter, und zwar zunächst an Nussbaum's Objekt, an der weissen Maus. Zu

Control- und Vergleichszwecken wurde alsbald zur Untersuchung von Augen neugeborener, weisser Ratten übergegangen.

Es ergab sich hierbei, dass die Ratte, Dank vorteilhafterer Grössenverhältnisse, ein noch weit günstigeres Objekt für die Ermittelung der fraglichen Verhältnisse abgiebt; die Muskelanlage lässt sich hier mit ausserordentlicher Deutlichkeit erkennen. Es wurden deshalb in der Folge weisse Mäuse und Ratten gleichlaufend weiter untersucht. In späteren Stadien (etwa vom sechsten Tage ab) verwischt sich der Unterschied in der Brauchbarkeit der beiden Objekte.

Die Untersuchung erstreckte sich im Ganzen auf folgendes Material:

1. Mäuse (Albinos): a. Embryo, unbestimmten Alters; b. junge Mäuse, aufsteigend vom ersten bis zum 19. Tage mit eintägiger Altersdifferenz; c. ausgewachsene Mäuse.
2. Ratten (Albinos): a. junge Ratten vom ersten Tage bis zum 25.; b. fünf Wochen alte Ratte; c. ausgewachsene Ratten.
3. Forellen von 10, 12, 22 und 50 mm Länge.
4. Tritonen: Tritonen von 10,24 mm Länge.
5. Salamandra maculata, 25 mm lang.
6. Axolotl. 23 mm lang:
7. Froschlurche von 11 und 30 mm Länge; b. ausgewachsener Frosch (R. esculenta).
8. Coluber natrix, neugeboren. Ungenügend konserviert.
9. Pelias berus, Embryo, Alter unbestimmt.
10. Hühnerembryonen (20tägige Bebrütung).
11. Augen vom Waldkauz.
12. Augen vom Edelpapagai (Halmahera).
13. Kaninchen: a. vom ersten Tage; b. vom zehnten Tage bis 15. Tage; c. vom 30. Tage; d. ausgewachsen.
14. Augen einer ausgewachsenen Katze.
15. Augen von Affen (Macacus nemestrinus).
16. Menschliche Embryonen (12 cm, 16 cm, 18 cm, 24 cm Länge, 6.—7., 7.—8., 9. Monat).

Kleine Embryonen wurden in toto in die Fixationsflüssigkeit gebracht (Forellen, Tritonen, Froschlurche). Grössere (junge Mäuse und Ratten) dekapitiert, und die Köpfe nach Spaltung in der Medianlinie und Entfernung des Gehirns fixiert, entkalkt, und dann die Augen mit samt ihrer bindegewebigen, knorpligen

bezw. knöcheren Umgebung geschnitten. Bei noch grösseren Tieren wurden direkt die Augen untersucht.

Als Fixationsmedien wurden verwandt:

1. Carnoy's Gemisch ($C_2 H_6 O$ 60 T, $C H Cl_3$ 30 T, $C_2 H_4 O_2$ 10 T.). Dasselbe bewährte sich bei kleinen, embryonalen Augen mit einem relativ wenig entwickelten, zell- und gefässreichen Glaskörper. Die Fixierung (eine Viertelstunde lang) erfolgte fast augenblicklich, ohne Verkrümmung. Bei grösseren Augen jedoch, beispielsweise von einer fünf Wochen alten Ratte, erfolgte bei Anwendung von C'.s. Gemisch infolge seines bedeutenden Alkoholgehaltes eine ganz beträchtliche Schrumpfung und Faltung der Bulbuswandungen.
2. Flemmings und Hermanns Gemisch (Mäuse und Rattenaugen), Resultate nach jeder Richtung ausserordentlich befriedigend.
3. Fixation nach Johnson (Kaninchenaugen).
   a. Räucherung des unaufgeschnittenen, in einem Reagensglas aufgehängten Bulbus in erhitzter 2%iger Osmiumsäure bis zur Schwärzung des Bulbus;
   b. Einlegen in Johnson's Gemisch, auf zwei Stunden: $2^1/_2$ % Kal. bichromat. 70, 2% Os. O_4 10, 1% Platinchlorid 15, Eisessig 5 Teile;
   c. Einlegen in $2^1/_2$ % Kal. bichromat. 2—3 Tage.
4. C. Rabls Sublimatplatinchlorid (Augen von Boa constrictor). 24 Stunden: Platinchlorid (1%), gesättigte Sublimatlösung 1, Aq. dest. 2 Volumina.
5. Pikrinsublimatessig (Ratten-Mäuseaugen, Kaninchenaugen), — Linse fast stets aufgeplatzt.
6. Formol (Coluber natrix, Augen vom Waldkauz, Edelpapagei, menschliche Embryonen). Resultate nach jeder Richtung hin zufriedenstellend.

Letzteres gelangte auch bei den Augen einer ausgewachsenen, von der Aorta aus mit warmflüssiger Berlinenblaumasse injcierten Ratte zur Anwendung.

Die Einbettung erfolgte in Celloidin und Paraffin, bezw. kombiniert in Celloidin und Paraffin. Augen von Embryonen mit geringer Entwicklung von kollagenem Gewebe liessen sich in Paraffin sehr gut verarbeiten, u. a. Augen von vier Monate alten menschlichen Embryonen mit der Linse in lückenlose Paraffin-

serienschnitte von 7 μ Dicke zerlegen. Präparate, deren Schnittfähigkeit in Paraffin zweifelhaft war, wurden kombiniert eingebettet und dieserhalb vor dem Einbringen in Chloroform mit sehr dünner Celloidinlösung durchtränkt. — Um jede Läsion und Verlagerung der Iris, die in Paraffin geschnitten werden sollte, bei der Herausnahme aus einem Auge, dessen derbe, event. mit Knorpel oder Knocheneinlagerungen versehene Sclera in keinem Fall ein Schneiden in Paraffin erlaubt hätte, zu vermeiden, wurde von mir in der Weise vorgegangen, dass das Auge im Ganzen bezw. der vordere Abschnitt zuerst einmal vorläufig in Paraffin eingebettet wurde, darauf das Paraffin von der Oberfläche des Bulbus abgeschabt, dann die Sclera und Cornea abpräpariert, bezw. — was sehr leicht zu machen ist — mit der Pincette in Lamellen abgezogen wurde, die derart isolierte Iris mit dem an ihrer Hinterfläche haftenden Paraffin auf einer Platte in den Paraffinofen zurückgebracht und so lange erwärmt wurde, bis das Paraffin wieder oberflächlich zu schmelzen anfing, dann Einbettungsrahmen herumgelegt, und nun das Präparat von neuem mit flüssigem Paraffin überzogen wurde. In gleicher Weise gelingt es, die Retina in ihrer natürlichen Ausbreitung, faltenlos ohne Sclera, mit oder ohne Chorioidea in Paraffin einzubetten. — Von der sogenannten Schnelleinbettungsmethode nach Gilson (13), von der Härtung in Chloroform, dem trockenen Schneiden der Celloidinblöcke nach Durchtränkung mit verdicktem Cedernöl habe ich keine Vorteile gesehen.

Zur Bleichung des Augenpigmentes, die soweit es sich nicht um Augen albinotischer Tiere handelte, fast überall erforderlich war, wurden die Celloidin- und Paraffinschnitte — selten die fixierten, in Schnitte noch nicht zerlegten Präparate — der Einwirkung verschiedener Reagentien (Natriumhypochlorit. Wasserstoffperoxyd, schweflige Säure, allein oder mit Zusatz von Oxalsäure) ausgesetzt. Die Resultate mit den angeführten Chemikalien waren im allgemeinen recht wenig befriedigend. Endweder nahm die Bleichung unverhältnismässig viel Zeit in Anspruch, oder die Schnitte unterlagen einer mehr oder weniger hochgradigen Maceration, sodass im Anfang der Verlust zahlreicher, wertvoller Schnittserien zu beklagen war. Verfasser wandte sich deshalb in der Folge ausschliesslich der Anwendung des Alfierischen Verfahrens zu, wie es in höchst verdienstvoller Weise von Grunert (14) in die ophthalmohistologische Technik gelegentlich seiner Unter-

suchungen über das Vorhandensein eines Dilatator pupillae beim erwachsenen Menschen eingeführt ist. Das Neue des Verfahrens liegt ja nicht in den verwendeten Reagentien (Kal. permang., Oxalsäure), die ja bei der Pal'schen Modifikation der Weigert'schen Markscheidenfärbung, ferner bei der Entfärbung von durch Os. O_4 zu stark geschwärzten Objekten etc. schon lange im Gebrauch sind; die Neuerung besteht vielmehr in ihrer Anwendung auf die natürlichen Pigmente des Auges und ist nach dieser Richtung hin allerdings als eine sehr wertvolle zu bezeichnen.

Das Verfahren nach Grunert besteht bekanntlich darin, dass Celloidinschnitte zuerst in eine Lösung von Kal. permang. (1 : 3000) gebracht werden, bis sie intensiv braun werden, und dann in $^1/_2$—$^1/_3$ prozentige Oxalsäurelösung übertragen werden, woselbst sich das im Kal. permang. gebildete unlösliche, braune Oxydationsprodukt in eine lösliche, ausspülbare Leucoverbindung verwandelt. Die Oxalsäurelösung selbst entfärbt garnicht; es hat daher keinen Zweck, die Schnitte darin länger liegen zu lassen, wie bis zu dem Zeitpunkt, an dem das normaliter pigmentfreie Gewebe wieder farblos geworden ist. Sind dann an den pigmenthaltigen Stellen noch Pigmentreste vorhanden, so müssen die Schnitte ohne längeres Zuwarten in der Oxalsäurelösung wieder in die Kal. permang. Lösung zurückwandern. Haben die Schnitte längere Zeit (mehrere Tage) in der Kal. permang. Lösung gelegen, so dauert es häufig recht lange, bis sie in der Oxalsäurelösung farblos werden. Diesen Prozess kann man in sehr vorteilhafter Weise dadurch beschleunigen, dass man der Oxalsäurelösung, wie bei der Pal'schen Methode, Natr. bez. Kal. sulfurosum ($^1/_2$ %) zusetzt. Die Schnitte werden hierin sehr rasch blass, und kann man sich auf diese Weise in kürzester Zeit überzeugen, ob noch ein weiterer Aufenthalt in Kal. perm. erforderlich ist, oder nicht. Es ist so, indem ein häufiger Turnus in kurzer Zeit ermöglicht ist, ohne dass die Schnitte mehr wie sonst leiden, ein relativ rasches Arbeiten gestattet. — Paraffinschnitte können in derselben Weise behandelt werden, nur dass die für gewöhnlich gebrauchten Lösungen auf $^1/_5$ bis $^1/_{10}$ verdünnt werden müssen und dass ganz besonders darauf geachtet werden muss, dass jeder unnütze Aufenthalt in der Säurelösung vermieden wird. Wenn die Schnitte gut aufgeklebt sind, ist ein Ablösen nicht zu befürchten. —

Entsprechend der vorwiegenden Verwendung von OsO_4-Gemischen bei Mäusen und Rattenaugen wurden die Paraffinschnitte meistens mit Saffranin gefärbt, als Gegenfärbung der saure Anilinfarbstoff „Lichtgrün" benutzt. Bei einiger Einübung erhält man mit dieser Färbung (Saffranin-Lichtgrün nach Benda) ausserordentlich präzise und elegante Bilder. Eine Differenzierung zwischen Collagen und Protoplasma findet hierbei nicht statt, es wurde deshalb daneben von der Färbung nach van Gieson, bezw., von der als geradezu ideal zu bezeichnenden Färbung mit Eisenhämatoxylin (Benda)-Pikrofuchsin der ausgedehnteste Gebrauch gemacht. In den Fällen, in denen die Gefässe mit Berlinerblaumasse injiziert sind, färbt sich bisweilen auch der Gefässinhalt mit Eisenhämatoxylin schwarz. Um diesen Uebelstand zu vermeiden, wurden die Schnitte von Injektionspräparaten mit Alaunkarmin vor- und mit Pikrofuchsin nachgefärbt, das Ziegelrot des Collagens hebt sich mit absoluter Deutlichkeit von dem Violettbraun der Kerne ab. Doppelfärbungen nach Calleja (Alaunkarmin. — Pikrinsäureindigkarmin), ferner mit Lithionkarmin — Pikrinsäure-Blau II. (Grübler), zwecks Differenzierung zwischen kollagener und protoplasmatischer Substanz ergaben kein befriedigendes Resultat.

A. Entwicklung des M. Sphincter pupillae.

1. Die Untersuchung eines Mäuse-Embryo. (Figur 1 a) zeigte noch keine Andeutung der Muskelanlage. Da mir von diesem Embryo, den ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prosektor Krause verdanke, nur der bereits in Paraffin eingebettete Kopf zur Verfügung stand, seien zur Orientierung über das Entwicklungsstadium folgende Maasse des Auges angegeben: Aequatorialdurchmesser der sec. Agbl. 0,75 mm; Durchmesser des Auges vom vorderen Linsenpol bis zur Hinter- (proximalen) Fläche der sec. Augenbl. in der Gegend des Sehnerveneintritts 0,69 mm; Aequatorialdurchmesser der Linse 0,525 mm, Dickendurchmesser 0,428 mm, Länge des Sehnerven, gemessen vom Austritt aus der sec. Augenblase bis an die knorplige Anlage des Foramen opticum, 1,53 mm.

Die Anlage des Muscul. rectus lateralis hat das die Sclera liefernde Mesenchymgewebe erreicht und verliert sich in demselben; die Muskelanlage des R. internus bleibt dagegen, abge-

rundet endend, noch ca. 0,37 mm weit von der Bulbuswand entfernt.

Von der Anlage des M. R. externus hat sich diejenige des Musc. retractor bulbi abgespalten; die feinsten Ausläufer derselben erreichen, den Raum zwischen Opticus und Musc. rect. externus halbierend, die hintere Bulbuswand.

Unmittelbar an der Ursprungsstelle des Rectus lateralis und des Retractor wird die Muskelanlage von einem auf dem Schnitte schräg getroffenen Nerven durchsetzt (Zweig des Ramus opth. des Trigeminus?) Die Zellschichten der Retina, deren Dicke maximal 0,15 mm beträgt, sind noch nicht differenziert, weder eine Ganglienzellenschicht, noch verschiedene Körnerschichten sind zu unterscheiden. Nichtsdestoweniger ist bereits eine 0,03 mm dicke Nervenfaserschicht vorhanden.

Der Nervenfaserschicht liegen Capillargefässe **direkt** auf (vergl. unten). — Die Linse ist vollständig abgeschnürt, ohne Hohlraum, die Hauptmasse der Fasern besteht aber anscheinend noch aus Zentralfasern. — Ein subcutaner Muskel ist unter der nach dem Ohr zu gelegenen Haut deutlich nachweisbar; derselbe setzt sich jedoch noch nicht unter die Haut des Lides fort.

Die Harder'sche Drüse ist noch nicht angelegt. Der 0,105 mm lange Tubus, der sich im inneren Winkel einstülpt, stellt, wie sich aus späteren Stadien ergiebt, nur eine Vertiefung des Conjunctivalsackes dar.

Das Epithel des Conjunctivalsackes und der Hornhautoberfläche ist überall zweischichtig; dasselbe besteht aus einer oberflächlichen Lage flacher, fast endothelartig abgeplatteter Zellen und einer basalen Schicht kubischer Zellen; nur an der Verwachsungsstelle der freien Lidränder und in deren Umgebung wird die basale Lage mehrschichtig.

An diesem Auge, dessen Entwicklungsstadium durch obige Angaben gekennzeichnet sein möge, ist das äussere Blatt der sec. Agbl. überall einschichtig, nur werden seine Zellen in der Gegend der Pars iridica retinae höher. Am Pupillarrande, wo beide Blätter einander übergehen, befindet sich zwischen beiden Blättern ein kreisförmiger oder ovaler Spalt (Ringspalt), der als Rest der primären Augenblasenhöhle anzusehen ist; ein zweiter halbmondförmiger oder sichelförmiger Spaltraum befindet

sich mehr nach hinten, in der Gegend der Ora serrata. — Derartige Spaltbildungen sind bereits von Nussbaum (vgl. Gräfe-Sämisch, II. Aufl. 1. T., II. Bd., VIII. Kap., S. 30) bei einem Embryo von Vespertilio murinus abgebildet, dieselben finden sich beim Frosch und bei menschlichen Embryonen wieder.

Die sekundäre Augenblase ist überall von Mesenchymgewebe umgeben. Dabei macht sich ein Unterschied bemerkbar, je nach der Lage der Zellen. In der weiteren Umgebung sind die Zellen sternförmig, durch von vielen Ecken ausgehende Ausläufer verbunden, zwischen denen sich relativ weite Maschen befinden; die Kerne sind rundlich, hell, bläschenförmig; — reticuläre Formation des Mesenchymgewebes — Je näher der sekundären Augenbl., desto mehr verdichtet sich das Mesenchymgewebe; man gewinnt den Eindruck, dass die wachsende sec. Augenblase das umgebende, lockere Gewebe zusammendrängt; die Maschen werden immer enger, erhalten eine längliche Form und werden zur Oberfläche der sec. Agbl. konzentrisch orientiert. Ebenso erhalten die Zellen eine längliche, spindlige Form und auch ihre Kerne werden abgeplattet, stäbchenförmig. Es erhält auf diese Weise das die sekundäre Augenblase unmittelbar umgebende Mesenchymgewebe eine lamelläre Formation.

Letztere setzt sich — wahrscheinlich aus rein physikalischen Gründen, da die Mesenchymzellen miteinander durch Ausläufer zusammenhängen, auch nach vorn zu fort, wo das Mesenchymgewebe einem direkten Zusammendrängen durch die wachsende Augenblase nicht ausgesetzt ist: in das mesenchymatöse Stroma der Iris und der Hornhaut. Dabei macht sich — sehr instructiv den Uebergang veranschaulichend — ein Unterschied bemerkbar insofern, als die Kerne in der Hornhautsubstanz in diesem Stadium (Fig. 1 b) noch zu einem grossen Teil ihre ovalrundliche (epitheloide) Form beibehalten haben, während sie in der Gegend der späteren Uvea und Sclera fast durchweg ein längliches stäbchenförmiges Aussehen gewonnen haben, Fig. 1 c. — In dem vorderen Abschnitt hat sich innerhalb des Mesenchymgewebes eine Spaltung vollzogen, in dem ein Teil in einzelliger Schicht sich von beiden Seiten her unmittelbar der Linse vor — bezw. auflagert. (Membrana pupillaris Fig. 1 a), während der Rest, durch die Vorderkammer getrennt, das Stroma der Hornhaut bildet.

Die Kerne des der Linse aufliegenden Anteils sind stäbchenförmig. Durch eine gewisse Anspannung desselben wird das Maschenwerk in der Gegend des späteren Liq. pectinatum aufgelockert, der Kammerwinkel abgerundet. — Das embryonale Mesenchymgewebe des Glaskörpers zeigt folgende Zellarten:

1. Langgestreckte Zellen mit stäbchenförmigen (wurstförmigen) Kernen, welche hauptsächlich die Wandungen der unmittelbar der Nervenfaserschicht (s. Fig. 1a) und der Linsenhinterfläche aufliegenden Kapillaren bilden (Fig. 1 d bei a).
2. Rundliche, mit 1—2 Ausläufern, und polyedrische, sternförmige Zellen mit zahlreichen Ausläufern, frei im Glaskörperraum (Fig. 1 d bei d).
3. Siegelringzellen, teils den Wandungen der Capillaren anliegend, teils frei im Glaskörperraum. Ob der Hohlraum in ihnen durch Vacuolisierung des Protoplasma entsteht, worauf manche Bilder hinzuweisen scheinen, oder dadurch, dass die Zellen sich zusammenrollen und mit den Rändern verwachsen, etwa wie ein von einer sich einspinnenden Raupe in Beschlag genommenes Blatt, oder wie — nach Ranvier — die die dünnen Balken des Reticulum des lymphadenoiden Gewebes röhrenförmig umgebenden Endothelzellen, vermag ich an dem vorliegenden Präparat nicht zu entscheiden. — Dem äusseren (Pigmentepithel-) Blatt der sec. Augenbl. liegen mässig zahlreiche Capillaren an. Die Capillarlumina enthalten neben kernlosen auch zahlreiche kernhaltige Blutkörperchen. Die kernhaltigen Blutkörperchen übertreffen die kernlosen um das Doppelte und Dreifache an Grösse.

2. Weisse Maus vom ersten Tage:

Der Sehnerv hat im orbitalen Verlauf eine S-förmige Krümmung erfahren; das centrale Ende mit der Concavität nach unten ventralwärts, das bulbäre Ende mit der Concavität nach oben (dorsalwärts); ferner ist die Strecke von dem Canalis opticus (Anlage noch knorpelig) bis zur Sehnervenaustrittstelle (Niveau der äusseren Fläche der sec. Augenbl.) gegen den embryonalen Zustand verkürzt, dieselbe misst jetzt nur 0,93 mm (gegen 1,53 mm beim Embryo). Es dürften sich deshalb die äusseren Augenmuskeln dem Bulbus nicht nur durch

ihr eigenes Wachstum, sondern auch durch Verringerung der zwischen Ursprung und Ansatz gelegenen Entfernung nähern. Die Ursache der Krümmung des Nerves opticus, wie der Annäherung zwischen Foramen optc. und Bulbus liegt wohl in dem Fortschreiten des Hemisphärenwachstums und einer dadurch bedingten temporalwärts gerichteten Verlagerung der knorpligen Gehirnkapsel in der Umgebung der Spitze der Orbitalpyramide. Die äusseren Augenmuskeln, die eine deutliche Querstreifung erkennen lassen, sind bis zu ihren Insertionsstellen in der Nähe der Hornhautbasis vorgerückt. Die Entwicklung der Schliessmuskulatur der Lider ist bis zu den (verklebten) Lidrändern vorgeschritten.

Von der Harder'schen Drüse sind zahlreiche Drüsenlumina nachweisbar. Zu beiden Seiten der bei Fall 1 (Fig. 1a) beschriebenen Einstülpung im inneren Augenwinkel befinden sich zwei neue Einstülpungen; die eine lateralwärts, welche die Nickhaut (Plica semilunaris) nach aussen zu abgrenzt; die zweite medialwärts; dieselbe setzt sich in einen langgestreckten Drüsenkörper fort, dessen epithelialer Zellbelag mit den Epithelien der Harder'schen Drüsentubuli identisch ist. In der Retina (i. e. S.) sind drei Zellschichten nachweisbar:

1. die Gesamtanlage der beiden Körnerschichten mit relativ kleinen, stärker tingiblen Kernen, zahlreichen Mitosen an der äusseren Fläche,
2. die aus mehreren Lagen grosser, blasser (chromatinarmer) Körner bestehende Ganglienzellenschicht. Die beiden genannten Zellschichten sind durch eine innere plexiforme Schicht getrennt.
3. eine der Nervenfaserschicht nach innen zu aufgelagerte Schicht teils ovaler, teils stäbchenförmiger Zellen, die in diesem Stadium von Nussbaum (4), weder beschrieben noch abgebildet, dagegen bereits von R. Virchow in einer Notiz (16) über den Glaskörper beschrieben ist.

In diesem Stadium (Fig. 2) ist bereits eine deutliche Membrana hyaloidea vorhanden; die vorher beim Embryo als unmittelbar der Nervenfaserschicht aufliegend beschriebenen Capillaren liegen jetzt nach einwärts

von der Hyaloidea, entweder dieser aufliegend, oder, was weit häufiger der Fall ist, von dieser durch einen deutlichen mehr weniger breiten Zwischenraum getrennt. Der Raum zwischen Hyaloiden und Nervenfaserschicht ist jetzt absolut frei von Gefässen. In diesem Raum, also nach aussen von der Hyaloidea, liegen die jetzt von mir näher zu beschreibenden Zellen, cf. oben ad. 3. In der von ihnen gebildeten Schicht findet eine sehr lebhafte Zellwucherung statt, man findet hier zahlreiche Mitosen, ferner mehrere kleinere dunkel gefärbte Kerne in einer Zelle; die Kerne sind im Gegensatze zu den streng radiär gestellten Kernen der nervösen Körner teils concentrisch, teils radiär, teils unregelmässig angeordnet. Wenn die Zellen von ihrer Unterlage, der Nervenfaserschicht, abgehoben sind, sieht man an diesen Zellen ein Gewirr, einen Bart von sehr feinen Fäden hängen, die die Nervenfasernschicht senkrecht durchsetzen sich mehrfach verästeln und bis über die Ganglienzellenschicht hinaus (bei einer gewöhnlichen Uebersichtsfärbung) zu verfolgen sind. Eine genauere Untersuchung ergiebt, dass diese Fäden mit den fraglichen Zellen nichts zu thun haben. Man findet dieselben, die Nervenfaserschicht senkrecht durchsetzenden Fäden auch an den Stellen, wo keine praeretinalen Zellen liegen, uud sieht man hier dieselben, da wo die Hyaloidea nicht abgelöst ist, an diese sich ansetzen. Wenn die praeretinalen Zellen abgehoben sind, so ist der sie umgebende Faserbart mit aus der Unterlage herausgerissen. Ein anatomischer Zusammenhang zwischen den Zellen und dem Fasergewirr ist nicht vorhanden. Dagegen erkennt man an Flachschnitten (durch die Peripherie des Bulbus), dass die praeretinalen Zellen auf der Innenfläche der Retina breite, gradlinige, protoplasmatische Ausläufer treiben, die ein unregelmässig geformtes plexusartiges Maschenwerk (R. Virchows Zellnetz) bilden. Woher stammen nun diese Zellen? Von der ursprünglich der Nervenfaserschicht beim Embryo aufliegenden Capillarschicht stammen dieselben nicht ab; sie sind von dieser mit absoluter Deutlichkeit überall durch die Hyaloidea getrennt, und ist auch nicht gut anzunehmen, dass die Capillarschicht bei ihrer Einwärtswanderung auf der Nervenfaserschicht einige Zellen zurücklässt, von denen sie später durch die Hyaloidea getrennt wird. Sicheren Aufschluss über diese Frage erhält man bei Be-

trachtung von Figur 3. Hier erkennt man mit absoluter Bestimmtheit

1. dass in der Gegend der Ora serrata die Schicht der praeretinalen Zellen noch absolut fehlt, dass sich in der Gegend des Aequators vereinzelte Zellen einfinden, und dass sie nach der Papille zu immer zahlreicher werden.
2. an der Papille selbst sieht man eine enorme Zellwucherung, einen Zellpropf, der die Art hyaloidea umgiebt. Einen Teil dieses Zellpropfs hat die Art hyaloidea in den Glaskörper mitgeschleppt. (Fig. 3 bei a.)

Ein anderer Teil des Zellkropfs — und darauf kommt es hier an — setzt sich von dem centralen Mesenchymstrang des Sehnerven von der Papille aus kontinuierlich in die Schicht der praeretinalen Zellen fort, indem sich diese Schicht zwischen Hyaloidea und Nervenfaserschicht eindrängt. Welcher Art sind nun diese Zellen und welches ist ihr Zweck? Sind es etwa aus dem Sehnervenstamm eingewanderte nervöse (Glia-) Zellen wie wir solche später innerhalb der Nervenfaserschicht antreffen. Diese Annahme hatte zunächst etwas sehr Bestechendes dadurch, dass diese praeretinalen Zellen mit einem Fasergewirr zusammenzuhängen scheinen. (cf. oben.)

Sie wird aber widerlegt 1. dadurch, dass eine genauere Unteruchung ergiebt, dass diese Zellen nur solide flächenhafte Ausläufer treiben, die absolut anders erscheinen, wie das die Zellen umgebende lockere Faserwerk; 2. durch die Untersuchung späterer Entwicklungsstadien. Bei der fünf Tage alten Ratte erkennt man (Fig. 4), dass diese praeretinalen Zellen Gefässwandungen bilden; zuerst erkennt man nur vereinzelte praeretinale Zellen, die sich in sog. Ringzellen umgewandelt haben, an anderen Stellen sieht man mehrere Zellen sich zusammenlegen und ein Lumen bilden. Bei der sechs Tage alten Maus erkennt man bereits deutlich, dass sämtliche praeretinalen Zellen sich in Capillarwandungen umgewandelt haben, welche die Nervenfaserschicht durchsetzen und deutliche Blutkörperchen enthalten. Es ist also bezüglich dieser praeretinalen Zellen zu sagen: 1. dass es Mesenchymzellen sind. 2. Dass sie mit dem Mesenchymgewebe der Art hyaloidea eingedrungen sind und sich nach Aussen von der Membrana hyaloidea ausbreiten. 3. Dass ihr Auftreten bei der einen Tag alten Maus vollständig unabhängig erfolgt von der

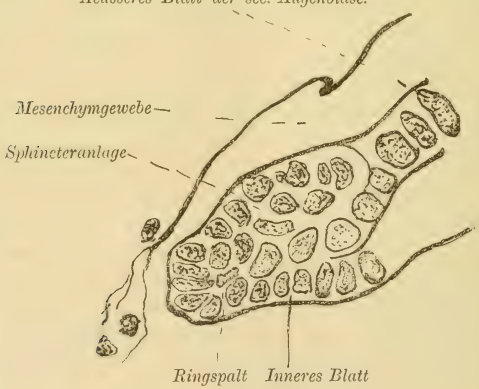
Gegenwart der beim Embryo der Nervenfaserschicht aufliegenden Capillarschicht. 4. Dass diese praeretinalen Zellen die Bildungszellen der definitiven Netzhautgefässe darstellen.

Der Glaskörper zeigt bei der einen Tag alten Maus eine wesentlich andere Structur, wie bei dem Embryo. Die sternförmigen oder rundlichen Zellen mit ihren Ausläufern sind, bis auf verschwindende Ausnahmen, verschwunden; das Faserwerk hat ein ganz anderes Aussehen, die Fasern sind unendlich feiner, die Maschen bedeutend enger geworden. Die periphere Capillarschicht liegt nicht mehr der Nervenfaserschicht auf, auch nicht auf der Hyaloidea, sondern ist von der letzteren fast überall durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt. (Fig. 4b, c.) In dieser Capillarschicht treffen wir ausser längs getroffenen Capillaren auch Siegelringzellen, oder Gebilde von derselben Form wie die letzteren, nur mit zwei Kernen. Die Siegelringzellen stehen offenbar mit der Gefässbildung in Zusammenhang, bezw. stellen direct Capillarwandungen dar, zumal da sich in ihrem Hohlraum mit Bestimmtheit Blutkörperchen, die in diesem Stadium überall kernlos und von gleicher Grösse sind, nachweisen lassen. — Die der Linsenkapsel anliegende Capillarschicht bietet nichts Besonderes. Die vordere Linsenkapsel hat eine Dicke von 0,002 mm. Die Linsenfasern zeigen eine sehr regelmässige Anordnung; an der hinteren Fläche lässt sich eine aus der hinteren Linsengrube hervorgegangene Kittlinie (vergl. C. Rabl 17) nachweisen, die sich vom hinteren Pol 0,1 mm weit nach vorne zu fortsetzt. (Dicke der ganzen Linse 0,825 mm). Das Epithel der Conjunctiva bulbi, wie der angrenzenden Conjunctiva fornicis zeigt ein deutliches Stieda'sches Rinnensystem (vergl. 31). Das periretinale Mesenchymgewebe zeigt keine Abweichungen gegenüber dem bei Fall 1 beschriebenen. Dagegen ist an dem Mesenchymgewebe der Hornhautgrundsubstanz wahrzunehmen, dass jetzt auch hier die Kerne sämtlich stäbchenförmig — mit abgerundeten Ecken — geworden sind (Fig. 6 und 7). Die Kerne des Irismesenchyms verhalten sich ebenso, nur dass sie entsprechend der lockeren Formation des Irisstroma kürzer und dicker sind. An der Ora serrata gehen beide Zellschichten der Netzhaut (i. e. S.) ineinander über, doch pflanzt sich nur die äussere allgemeine Körnerschicht in die innere Zelllage der Ciliarfalte fort. In dieser Uebergangsgegend nehmen die äusseren Körner offenbar in Folge der

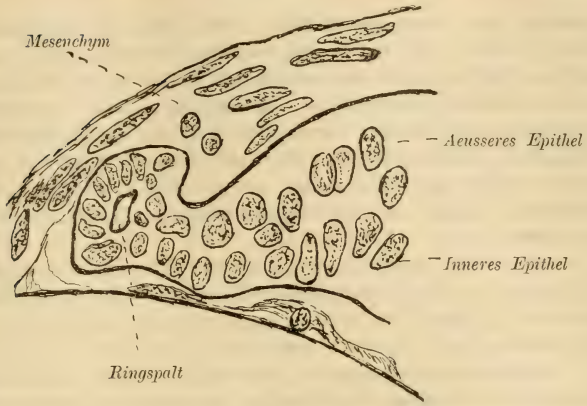
Pressung, die sie bei der Bildung der Ciliarfalte, bedingt durch das Hineinwuchern des Mesenchymgewebes, erfahren, indem sie sich gegenseitig aneinander abplatten, die Gestalt von hohen Cylinderzellen, ihre Kerne das Aussehen von Kernen der glatten Muskelzellen an. Dass an dieser Stelle ein ganz bedeutender Druck besteht, ergiebt sich auch daraus, dass, wenn zufällig eine Spaltung zwischen äusserem und innerem Blatt entstanden ist, man deutlich erkennen kann, wie das äussere Epithel vollständige Gruben und Rinnen in das innere Epithel hineingestanzt hat. Die Entwicklung des Musk. sphinct. pup. anlangend, erkennen wir auf Fig. 5 bei d. den Rest des Ringspaltes. An der vorderen innern Umrandung desselben hat sich nun eine Wucherung des Epithels des äusseren Blattes (Pigmentblattes) der sec. Agbl. entwickelt, die sich ciliarwärts fortsetzt und die erste Anlage des Musk. Sphinct. pup. darstellt (Fig. 5 bei b.).

Das innere Blatt ist an der Zellwucherung absolut unbeteiligt, dieselbe findet ausschliesslich an der vorderen Kante der Umschlagstelle im Bereich des äussern Blattes statt.

Im Allgemeinen sind bei der Sphincteranlage zwei Typen zu unterscheiden, die nach ihrem Verhalten zu dem Ringspalte auseinander zu halten sind (siehe Textfig. 1 und 2).



Textfigur 1.



Textfigur 2.

3. Weisse Maus, zwei Tage alt. Fig. 6 und 7.

Der allgemeine histologische Befund am Auge der zwei Tage alten Maus weicht kaum von dem bei der einen Tag alten Maus erhobenen ab. An der Sphincteranlage ist zu erkennen, dass der Ringspalt geschwunden ist. Ein eigentümliches Verhalten zeigen die Kerne in der Muskelanlage. Während sonst überall die Kernformen (an dem absolut frisch in Hermann'schem Gemisch fixierten Objekt) ein regelmässiges Aussehen zeigen, finden sich hier alle möglichen bizarren Kerngestalten (poikilomorphes Stadium der Muskelkerne). Mitosen sind in dieser Gegend an den ausserordentlich zahlreichen untersuchten Schnitten niemals nachzuweisen gewesen. Neben den normal oder sogar etwas stärker tingierten Kernen findet man bei genauem Zusehen auch ganz blasse, schattenhafte Kerne (Fragmente ?).

Bisweilen macht es den Eindruck, als wenn mehrere Kerne in einer Zelle liegen, doch lässt sich bei der Compactheit des Zellhaufens über die Zellgrenzen nichts Bestimmtes ermitteln. Stöhr (18) nimmt bekanntlich innerhalb der quergestreiften Muskelfaser in der Nähe ihrer Sehneninsertion eine amitotische Kernteilung an. Ob diese Annahme auch hier zur Erklärung des eigenartigen Verhaltens der Kerne in der Sphincteranlage heranzuziehen ist, möchte ich unentschieden lassen und bei dieser Gelegenheit nur noch darauf hinweisen, dass auch C. Rabl

(Theorie des Mesoderms, 1889, S. 215, 242) ein eigentümliches Verhalten der Kerne der medialen Urwirbellamelle vor und zur Zeit des Auftretens der Muskelfibrillen beschrieben hat. Das Descemetsche Endothel ist, wie aus Fig. 6 und 7 deutlich hervorgeht, eine direkte Fortsetzung des die sec. Augenblase umgebenden Mesenchyms; von der Gegend der Ciliarfalte ab ist es durch einen sehr feinen, mit meinem Messinstrument nicht messbaren Kontur von dem übrigen Hornhautstroma deutlich abgegrenzt.

Fig. 7 zeigt ausserdem die zu dieser Zeit erfolgende starke Wucherung der Mesenchymzellen in der Gegend der Ciliarfalte, ferner bei d, (Fig. 7) die Umwandlung der Körnerzellen in hohe Cylinderzellen mit langgestreckten Kernen.

Die Untersuchung junger, gleichaltriger Ratten ergiebt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Der die Sphincteranlage repräsentierende Wulst ist hier ganz besonders deutlich. Auch hier zeigt der Sehnerv eine S-förmige Krümmung.

Bei der vier Tage alten Maus beginnt die innere Körnerschicht sich von der allgemeinen Körneranlage zu differenzieren, indem die der ersteren angehörigen Kerne deutlich chromatinärmer werden.

Bei um einen Tag ältern Tieren wandeln die präretinalen Mesenchymzellen (cfr. oben) sich in die Wandungen der bleibenden Netzhautgefässe um. Am sechsten Tage sind bei Maus und Ratte an der inneren Retinafläche überall plexusartig ausgebreitete, Blutkörperchen enthaltende Capillarnetze vorhanden, wovon man sich in der leichtesten Weise an Tangentialschnitten durch die Peripherie des Bulbus unterrichten kann; es gelingt hierbei unschwer sich besonders auch davon zu überzeugen, dass die präretinale Capillarschicht streng zu trennen ist von der prähyaloidealen.

Wir haben also bei Maus und Ratte in Bezug auf die Versorgung der Netzhaut mit Blutgefässen zu unterscheiden:

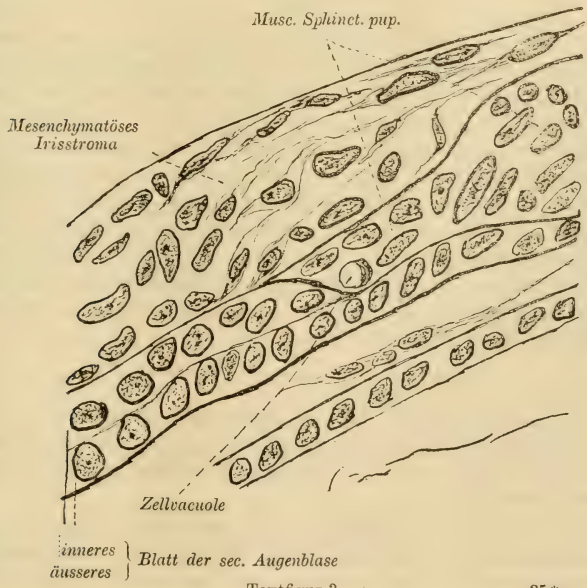
1. ein provisorisches, während der Embryonalzeit entwickeltes Capilliargefässnetz, welches später glaskörpereinwärts wandert;
2. ein definitives Blutgefässsystem, welches von Mesenchymzellen abstammt, welche erst am ersten bis zweiten Tage nach der Geburt von der Papille aus an die Vorderfläche der Netzhaut, hinter die Hyaloiden ein-

dringen, und dessen Entwicklung erst am fünften Tage nach der Geburt beginnt.

Bezüglich des Sphincter erkennt man bereits bei der vier Tage alten Ratte, wie Figur 8 von einem Flachschnitt zeigt, wohl ausgebildete Muskelfasern mit den definitiven Kernformen. Die Untersuchung späterer Stadien liefert bezüglich des Sphincters sehr interessante Ergebnisse. Bei der vier Tage alten Ratte sind hinter dem Sphincter noch beide Epithelzellenlagen deutlich nachzuweisen. Hiervon weicht der Befund vom siebenten Tage ganz wesentlich ab, indem jetzt das äussere (Pigmentepithel) Blatt nur bis zur Sphincteranlage reicht.

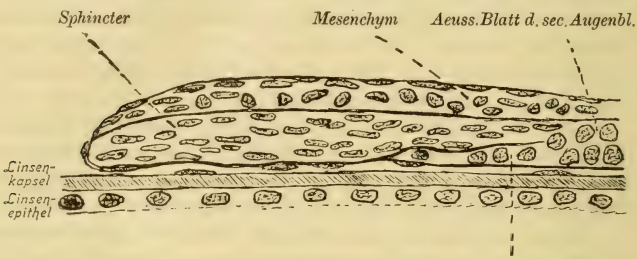
Wo die betreffenden Zellen des Pigmentblattes im Bereich der Strecke vom ciliaren bis zum pupillaren Sphincterrande geblieben sind, ist schwer zu sagen; wahrscheinlich sind auch diese Zellen die Umwandlung in Muskelzellen eingegangen.

Da wo die äussere Epithelzellen-Lage am ciliaren Sphincterrand aufhört, sind hin und wieder vacuolisierte Zellen zu finden (Textfig. 3).



Textfigur 3.

— Noch interessanter gestaltet sich das Verhalten in noch späteren Stadien. Bei der 13 Tage alten Maus sehen wir, dass der Sphincter auch über die innere Epithelzellenlage hinaus pupillarwärts gerückt ist, der zentrale Teil desselben ruht direkt, nur durch eine dünne Mesenchymschicht begrenzt, der vorderen Linsenkapsel auf (Textfigur 4). Das ganze Verhalten, das nicht



Textfigur 4.

etwa nur auf wenigen Schnitten vereinzelt, sondern bei älteren Tieren konstant anzutreffen ist, macht ganz den Eindruck einer herniösen Ausstülpung, bezw. Herausquellens der Muskelmasse über die pupillare Grenze des inneren Blattes der pars. iridica ret. hinaus. — Dagegen habe ich im Gegensatz zu Nussbaum innerhalb des Sphincters niemals bindegewebige Septen unterscheiden können, die Sphincterschicht bildet bei Mäusen und Ratten jederzeit ein ununterbrochenes Ganzes. — Die Lage der Muskelkerne mit ihren Zellen wechselt an den verschiedenen Schnitten, doch ist die Schräglagerung derselben lediglich als Folge von mechanischen Einwirkungen bezw. Schrumpfungsvorgängen bei der Fixierung zu erachten.

4. Fische.

Als embryonales Material standen mir junge Forellen von 10, 13, 22 und 50 mm Länge zur Verfügung, die mir in liebenswürdigster Weise von der biologischen Station am Müggelsee überlassen waren.

Eine der Spincteranlage bei den bisher beschriebenen Säugetieren entsprechende Bildung ist in keinem Falle nachzuweisen gewesen. Wir sehen hier am Pupillarrand Pigmentblatt

und Sinnesblatt (wenn ich so der Kürze halber die beiden Blätter der sekundären Augenblase bezeichnen darf) unmittelbar einander übergehen. Bei der 13 mm langen Forelle liegen dem Pigmentblatt in der Iris grosse, protoplasmareiche, in lebhafter Vermehrung begriffene, zum Teil pigmentierte Mesenchymzellen auf. Nach der Ciliargegend zu nimmt das Mesenchymgewebe retikuläre Formation an, und finden sich hier zahlreiche Mitosen.

Höchst interessant werden die Verhältnisse im Irisstroma bei 22 mm langen Forellen, indem sich hier eine Sonderung der Mesenchymzellen in schmale spindlige Zellen mit schlanken, stäbchenförmigen Kernen, und in grosse, ovale, mit epitheloiden Kernen versehene Pigmentzellen vollzogen hat. Diese Pigmentzellen sind als auf dem embryonalen Zustand stehen gebliebene Mesenchymzellen anzusehen, während die erstgenannten Zellen sich zu den definitiven Bindegewebszellen weiter entwickelt haben. Indem sich diese Pigmentzellen der Umschlagstelle der beiden Retinalblätter anlegen, entsteht ein Bild, welches ausserordentlich leicht zu der Annahme verführen könnte, als sei auch bei den Fischen ein der Sphincteranlage bei den übrigen Wirbeltieren entsprechendes Gebilde vorhanden, nur mit dem Unterschiede, dass die Metamorphose in Muskelzellen unterbleibt. Dem ist jedoch wie die eingehendste Untersuchung ergeben hat, nicht so. Denn einmal werden die grossen Pigmentzellen von der Umschlagstelle der beiden Blätter bei genauerem Zusehen ausnahmslos durch Bindegewebzellen getrennt, sodann behalten die genannten Pigmentzellen überhaupt auch an anderen Stellen den epitheloiden Typus der embryonalen Mesenchymzellen bei, ohne deshalb Abkömmlinge des Ectoderms im engeren Sinne zu sein. Wer darüber im Zweifel sein sollte, dem ist die Untersuchung der grossen Pigmentzellen, die sich in diesem Stadium im Chlorioidealstroma an der Hinterfläche des Bulbus befinden, zu empfehlen. Man wird sich dann mit absoluter Sicherheit überzeugen, dass auch in dieser Gegend, in welcher die Anwesenheit von Epithelzellen absolut ausgeschlossen ist, die grossen protoplasmareichen Pigmentzellen einen grossen, hellen, oval, stäbchenförmigen oder rundlichen Kern besitzen.

Wie gross bisweilen die Verführung zur Annahme einer rudimentären Sphincteranlage bei den Fischen sein kann, möge Fig. 9 zeigen.

Ueber die eigenartigen Veränderungen, die um diese Zeit die Epithelzellen des Pigmentblattes der sec. Augenblase im Bereich der pars. iridica retinae erfahren, werde ich mir an anderer Stelle erlauben zu berichten.

5. Amphibien.

Während somit bei den Fischen eine Sphincteranlage als absolut fehlend nachgewiesen werden konnte, stellte die Untersuchung verschiedener Amphibien das Vorhandensein und die Entwicklung einer solchen aus dem Epithel am Umschlagsrande der sec. Augenblase ausser allen Zweifel. Das erste Auftreten derselben bei Froschlurchen ist bei ca. 30 mm langen Tieren zu finden. Die Netzhaut ist in diesem Stadium bereits in Ganglienzellen-, innere und äussere und Stäbchenzapfenschicht differenziert. Wie Fig. 10 zeigt, wird die Sphincteranlage durch eine Wucherung der Epithelzellen in der Gegend der Uebergangsstelle beider Blätter repräsentiert.

Von Wichtigkeit ist, dass sich am peripheren (ciliarwärts) gelegenen Ende der Wucherung Mitosen nachweisen lassen (Fig. 10 bei e), ein Befund, der bisher bei Mäusen und Ratten in dieser Gegend nicht anzutreffen war.

Die die Sphincteranlage darstellende Wucherung ist nur auf verhältnismässig wenigen Schnitten zu finden. Ebenso ist der Sphincter beim erwachsenen Frosch nicht überall am Pupillarrande anzutreffen, derselbe misst bei einem grossen Exemplar 0,104 mm der Breite und 0,013 mm der Höhe nach.

Relativ ansehnlich ist die Sphincteranlage bei 23 mm langen Tritonen, wenn gleich dieselbe nicht auf allen Schnitten vorhanden ist (Fig. 11). Die Diagnosticierung der epithelialen Elemente ist hier um so leichter, weil hier im Irisstroma die bei der Forelleniris die Beurteilung so sehr erschwerenden grossen protoplasmareichen Pigmentzellen mit grossem rundlichen blassen Kernen vollständig fehlen.

Ueber das Verhalten beim Axolotl ist infolge ungenügender Konservierung des Präparates ein sicheres Urteil nicht zu gewinnen gewesen.

Ausserordentlich umfangreich ist die vom Pigmentblatt im Bereich des pupillaren Irisrandes beim Erdsalamander (Salamandra macul.) ausgehende Wucherung; doch ist sie auch hier recht

lange zu suchen, bis man eine mit den Epithelzelllagen am Pupillarrande kontinuierlich zusammenhängende Anhäufung von Epithelzellen im Irisstroma findet (Fig. 12). Beim Salamander erstreckt sich diese Wucherung bis nahe an die Iriswurzel heran und dehnt sich auf der Fläche der Iris nicht nur radiär, sondern auch nach den Seiten (konzentrisch) zur Pupille aus, sodass man auf Schnitten, die aus der Nachbarschaft des Wulstes stammen, vor dem Pigmentblatt Epithelzellgruppen findet, die mit dem Epithel am Pupillarrande nicht in Zusammenhang stehen.

6. Reptilien.

Zur Untersuchung standen mir nur einige neugeborene Exemplare von Pelias berus, bereits in Celloidin eingebettet, zur Verfügung. Es erwies sich, dass die Konservierung zur Ermittelung der fraglichen Verhältnisse unzureichend war, so dass hier einstweilen eine Lücke in meinen Untersuchungen besteht.

7. Vögel.

Die meisten Präparate von einer Hühnerembryonenserie sind durch die Bleichung mit H_2O_2 ruiniert (vergl. oben). Verfasser ist deshalb bisher nur einen Hühnerembryo von 20 Tagen zu untersuchen in der Lage gewesen, doch bringt der auf Figur 13 abgebildete Schnitt die Verhältnisse wohl in dem Grade genügend zur Anschauung, dass über die Entstehung auch der quergestreiften Sphinctermuskulatur aus dem Epithellager der sec. Augenblase kein Zweifel bestehen kann. Wir sehen, dass die Sphincteranlage sich hier ausserordentlich weit ciliarwärts erstreckt; es wird fast genau die innere (pupillare) Hälfte der Irisfläche (vom Pupillarrande bis zum Kammerwinkel gerechnet) von der Wucherung durchzogen. Letztere endigt peripher in der Regel mit einer keulenförmigen Anschwellung. Die Muskelanlage ist fast durchweg pigmentfrei, während die beiden Blätter der Pars iridica retinae überall pigmenthaltig sind; es ist also in diesem Stadium aus dem Verhalten des Pigments kein Criterium für die Provenienz der Anlagezellen aus einem der beiden Blätter zu gewinnen. Die Zellen der Muskelanlage sind im allgemeinen dunkler, wie die umgebenden Mesenchymzellen, so dass hierdurch eine deutliche Abgrenzung gegeben ist. Bei dem 20tägigen Hühnerembryo sind die Epithelzellen der Sphincteranlage bereits vielfach durch dazwischen

geschobenes zum Teil gefässhaltiges Mesenchymgewebe getrennt. Die Epithelzellen haben sich zu teils drüsenartigen, teils compacten Zellschläuchen gruppiert. In keinem Falle sind Anhäufungen von Epithelzellen bis in die Gegend des Kammerwinkels oder bis zu der in diesem Stadium bereits deutlich von ihrer Umgebung differenzierten Ciliarmuskulatur zu verfolgen. Das Mesenchymgewebe zeigt in der Umgebung der Kammerbucht besonders an zwei Stellen eine dichtere Anhäufung, einmal in der Umgebung eines Ringgefässes (wahrscheinlich Circulus iridis major), welches sich unmittelbar über der Uebergangsstelle der Process ciliares in die Iris befindet. Von dieser verdichteten Stelle aus setzt sich das Mesenchymgewebe, gleichfalls in dichten Zügen, die Sphincteranlage vorne und hinten umgreifend, nach dem Pupillarrande zu fort. Durch ausserordentlich aufgelockertes mit grossem rundlichen Maschenwerk vom ersten Konzentrationspunkt getrennt, befindet sich nach vorne und peripherwärts die Anlage der Ciliarmuskulatur.

Hier machen die Zellen bereits vollständig den Eindruck von glatten Muskelzellen (lange, spindelförmige Zellen mit langen, stäbchenförmigen Kernen mit abgerundeten Ecken). Innerhalb der Ciliarmuskulatur ist am vorderen Ende derselben als das einzige konstante von mehreren in verschiedener Anzahl und an verschiedenen Stellen vorhandenen Gefässquerschnitten ein einziges Ringgefäss, bisweilen Blutkörperchen enthaltend, anzutreffen; die Wandung desselben wird von einer einfachen Lage platter Mesenchymzellen gebildet. Allem Anscheine nach handelt es sich um eine dem Leber'schen Venenplexus analoge Bildung. Auf einigen Meridionalschnitten ist eine Anastomosierung des beschriebenen Ringgefässes mit Gefässzweigen nachzuweisen, die vor und hinter dem noch knorpligen Skleralknochen verlaufen. Ein arterielles Gefäss, das nach Lauber (21) häufig zwischen zwei grösseren Venenstämmen des Plexus venos. gelegen ist, habe ich hier in diesem Stadium noch nicht bemerken können. Nach aussen von dem Ciliarmuskel befindet sich eine Mesenchymschicht in der es bereits zu einer reichlichen Bildung collagener Fibrillen gekommen ist. Wieder nach aussen von dieser Bindegewebsschicht ist der knorplig präformierte Skleralknochen anzutreffen,

der nach vorne zu unweit des Plex. venos. endigt. Auffallend an demselben ist die ausserordentlich geringe Anzahl von Knorpelzellen im Innern desselben, während das Perichondrium desselben sehr zellreich ist. Der Skleralknochen endigt nach hinten zu an der Aussenfläche des bleibenden Skleralknorpels, sich im Perichondrium des letzteren verlierend. Im Gegensatz zu der knorpligen Vorstufe des Skleralknochens ist der bleibende Skleralknorpel ausserordentlich zellreich. — Der Glaskörper, die Linsenkapsel, der praehyaloideale Raum sind frei von Gefässen und Mesenchymzellen. An einzelnen Stellen haften der abgelösten Glaskörperhaut Zellen an, die sich durch ihren sehr grossen, rundlichen, blassen Kern als abgerissene Ganglienzellen der Netzhaut erkennen lassen.

Die Nervenfaserschicht der letzteren ist so dünn, dass man über ihr Vorhandensein in Zweifel sein kann. Alle übrigen Schichten, mit Ausnahme des Sehepithels, das eben angedeutet ist, sind deutlich entwickelt.

8. Von Säugetieren sind, abgesehen von Mäusen und Ratten in Bezug auf die Sphincterbildung nur noch Kaninchen untersucht.

Die ersten Anfänge der Anlage sind bereits beim 1 Tag alten Kaninchen zu erkennen; beim 14 Tage alten Kaninchen ist sie vollendet (Fig. 14). Dieselbe stellt in diesem Stadium eine solide, von Unterbrechungen durch dazwischen gelagertes Mesenchymgewebe freie Epithelzellenplatte dar, die mit den Retinalepithelzellen am Pupillarrande in ununterbrochenem Zusammenhange steht. Am peripheren (ciliarwärts gelegenen) Rande verbinden sich die Fasern der Sphincter, in eine radiäre Anordnung übergehend, direkt ohne Vermittelung von Mesenchymgewebe mit dem Dilatator, indem die Muskelfasern des Sphincter ihre Fortsätze ciliarwärts und nach hinten richten, und sich zwischen die Fortsätze der Dilatatorfasern direkt einlagern.

Es entsteht an dieser Stelle eine Einziehung der hinteren Irisfläche (v. Michel's Pigmentsporn), die jedoch in diesem Stadium noch sehr unbedeutend ist. Speichenbündel des Sphincters sind nicht wahrzunehmen, wenn man nicht die am ciliaren Rande des Sphincter radiär gestellten, der Verbindung mit dem Dilatator dienenden Faserzüge desselben als solche ansehen will. Mit Rücksicht auf die physiologische Funktion

dieser Faserzüge, den Effekt der Kontraktion des einen Muskels auf den anderen zu übertragen, würde ich es vorziehen, dieselben als „Transmisionsbündel“ zu bezeichnen.

Beim 18 Tage alten Kaninchen ist ein wesentlicher Unterschied nicht zu bemerken. Nur sind die Züge der Muskelfaserung straffer, und sind die Kerne mehr länglich, stäbchenförmig geworden. Ein Eindringen von Mesenchymgewebe in die Muskellage ist nicht wahrnehmbar. Dasselbe ist beim 30 Tage alten Kaninchen der Fall. Die Abwesenheit von Mesenchym zwischen und hinter dem Sphincter hat zur Folge, dass im Bereich des letzteren Sphincter und Dilatatorfasern unmittelbar sich aneinander lagern. Es entsteht auf diese Weise in der Gegend des Sphincters vor dem Epithel des inneren Blattes der secund. Augenblase eine homogene Muskelmasse, bezw. es wird das Epithel an der Hinterfläche des letzteren in sehr bemerkbarer Weise einschichtig. Es erinnert dieses Verhalten an das bei Mäusen und Ratten beschriebene. Dieser Zustand ist jedoch, trotzdem er sich um ein bereits ein Monat altes Kaninchen handelt, nicht als ein dauernder zu betrachten. Bei dem vollkommen ausgewachsenen Kaninchen ist an der Hinterfläche des Sphincters eine ganz ansehnliche Bindegewebschicht zu bemerken, die jenen vom Dilatator in grosser Ausdehnung trennt. Ob der Sphincter selbst von Mesenchymsträngen durchsetzt wird, erscheint zweifelhaft, im höchsten Falle handelt es sich um sehr spärliche, feine Züge, die nur auf wenigen Schnitten vermutungsweise zu sehen sind. Es ist anzunehmen, dass das Mesenchym von der Seite und von hinten her durch Lücken, die sich zwischen der Verbindung des Sphincters mit dem Dilatator befinden, zwischen Sphincter und Dilatator eindringt. Dafür spricht, dass im innersten (pupillaren Teil des Muskellagers trennende Mesenchymzüge fehlen, der Sphincter dem Dilatator, ebenso wie beim 30 Tage alten Kaninchen unmittelbar aufliegt und beide nicht voneinander abzugrenzen zind. Am Pupillarrande selbst grenzen die Muskelfasern unmittelbar an das einschichtige Epithel. Eine freie Endigung des Sphincters in der Peripherie (ciliarwärts) ist auch beim ausgewachsenen Kaninchen nirgends zu konstatieren. Ueberall verflechten sich die letzten Auslaufer desselben — aus

der konzentrischen in die radiäre Anordnung übergehend — mit den Fortsätzen der Dilatatormuskulatur.

9. Bei menschlichen Embryonen finde ich die ersten Anzeichen einer Sphincteranlage bei einem 12 cm langen Embryo.

Die Entwicklung erfolgt beim Menschen durchweg nach dem Typus 1 (vergl. die beiden Entwicklungstypen bei Maus und Ratte. S. 532 u. 533), wie das besonders deutlich aus Figur 15 hervorgeht. die nach einem Präparat von der Iris eines 16,5 cm langen Embryo gefertigt ist.

Die Netzhaut zeigt auf dieser Entwicklungsstufe ein von dem bei der Maus zur Zeit der Sphincteranlegung zu beobachtenden, durchaus abweichendes Aussehen.

Genauer auf die Einzelheiten ihres Baues einzugehen, muss ich mir an dieser Stelle versagen. Es sei hier nur soviel erwähnt, dass 1. die Netzhaut in diesem Stadium (16,5 cm Länge) noch keine Eigengefässe besitzt. 2. dass die innerste Schicht von Zellen im Fundus oculi von der Margo limitans durch eine breite (0,6 mm) Faserschicht getrennt ist. 3. dass diese innerste Zellschicht aus regellos durcheinander gemischten Ganglienzellen und Spongioblasten besteht, woraus sich ein wesentlicher Unterschied gegenüber dem Verhalten bei der einen Tag alten Maus ergiebt. 4. dass die innere Körnerschicht, aus chromatinarmen Körnern bestehend, sich eben abzugrenzen begonnen hat. 5. dass die gemeinsame Körneranlage aus auffallend langgestreckten, spindligen bezw. geradezu wetzsteinförmigen Elementen besteht, zwischen denen sich spärliche Spongioblasten und reichlich grosse, blasse Kerne befinden. 6. die letzteren sind besonders an der Limitans externa angehäuft.

Was die Sphincteranlage betrifft, so ist auf Fig. 15 zu erkennen, dass der Ringspalt noch ein ziemlich weites Lumen besitzt. An seiner vorderen-inneren Umrandung beginnt nun das Epithel mehrschichtig zu werden und in Gestalt eines auf dem Meridionalschnitt keulenförmigen Wulstes schräg nach vorne und seitwärts zu wuchern. Die Anlage steht noch vollkommen in Zusammenhang mit dem Pigmentblatt der sec. Augenblase. Ob das an die Anlage seitlich angrenzende Epithel als mehrschichtig zu bezeichnen ist, möchte ich dahingestellt sein lassen. Mitosen, die ev. darüber Aufschluss geben könnten, sind nicht aufzufinden. Es handelt sich möglicherweise auch nur um

ein sehr hohes, einschichtiges Ephitel. Immerhin ist die ausserordentliche Höhe des Epithelblattes in der Umgebung der Sphincteranlage sehr auffallend. Ueber die Vorderfläche des epithelialen Iristeils zieht grösstenteils lamellär angeordnetes Mesenchymgewebe, welches sich in derselben Anordnung in das das Pigmentblatt der sec. Augenblase im ganzen Umfang umgebende Mesenchymgewebe fortsetzt. Bereits in diesem Stadium ist eine Differenzierung in Sclera und Uvea nachzuweisen (s. unten).

Bei einem nur wenig älteren menschlichen Embryo von 18 cm Länge, finden wir im Grossen und Ganzen dieselben Verhältnisse. Nur macht es sich in der Sphincteranlage bereits jetzt bemerkbar (Fig. 16), dass die Zellen derselben bereits spindlig, ihre Kerne stäbchenförmig geworden sind, wodurch sich die Anlage sehr scharf von dem angrenzenden Epithellager abhebt. —

Zu einem bereits ganz ansehnlichen Organ ist der Sphincter des 24 cm langen Embryo entwickelt. Der Ringspalt ist auf manchen Schnitten noch als oval-längliches Lumen nachzuweisen. Die pheripherwärts gerichtete Wucherung der Sphinctermusculatur geschieht deutlich (Fig. 17) auf Kosten der Höhe des Epithels der Pigmentlage (e.). Hinter dem Sphincter ist nunmehr das Epithel zweifellos einschichtig. Der Sphincter (d.) selbst ist durch eingedrungenes Mesenchymgewebe mehrfach in Bündel (auf dem der Abbildung zu Grunde liegenden Schnitt sind sieben Abteilungen zu unterscheiden) gegliedert. Die trennenden Mesenchymzüge sind auf Fig. 17 nicht sichtbar, wie überhaupt diese Abbildung sehr unvollkommen ausgefallen ist. Das **Irisstroma** (a.) ist jetzt durch das **Eindringen von Blutgefässen aufgelockert** und finden sich jetzt ausser spindelförmigen, mit länglichen Kernen versehenen Mesenchymzellen (g.) auch zahlreiche sternförmige Mesenchymzellen mit runden oder ovalenKernen (c.).

Daneben sind zahlreiche grosse, kernhaltige Blutkörperchen anzutreffen (b.).

Bei einem ein wenig älteren Embryo vom 6. bis 7. Monat ist eine Differenz nicht zu bemerken. Die Epithelzellen des äusseren Blattes der Pars iridica retinae sind am Ciliarrande der Iris hohe Cylinderzellen mit etwas nach vorn gerücktem Kern, das Epithel ist deutlich einschichtig. Pupillarwärts werden die Zellen

immer niedriger. Im Allgemeinen sind dieselben senkrecht zur Irisfläche orientiert. Es finden sich zwar auch schräg gelagerte Zellen. Doch ist dieses Verhalten in diesem Stadium ohne Bedeutung und als ein lediglich durch mechanische Einwirkungen herbeigeführter unnatürlicher Zustand anzusehen, da die Schräglagerung auf ein und demselben Präparat in Bezug auf das Pupillencentrum nach verschiedenen Richtungen erfolgt ist, so dass z. B. auf einem horizontalen Meridionalschnitt auf der nasalen Hälfte der Iris die Epithelzellen mit der vorderen Kuppe pupillarwärts, auf der temporalen ciliarwärts gerichtet sind.

Im 8. bis 9. Monat des Foetallebens ist eine Veränderung nur insofern zu verzeichnen, als der Sphincter mit dem inzwischen deutlich zur Entwicklung gelangten Dilatator in Verbindung getreten ist.

Den speciellen Modus der Vereinigung von Dilatatorfasern und Sphincterfasern am Pupillarrande erkennt man auf Textfigur 6,

Textfigur 6.

die nach einem Meridionalschnitt durch die Iris eines neun Monate alten Embryo gezeichnet ist. (Das mesenchymatöse Irisstroma ist in die Zeichnung nicht mit aufgenommen). Die dem Pupillarrande zunächst gelegenen Dilatatorzellen entsenden lange Fortsätze zwischen die Epithelien des inneren Blattes der secundären Augenblase und die pupillare Endigung des Sphincter. An schrägen Tangentialschnitten durch den Pupillarrand ist wahrzunehmen, wie die Dilatatorzellen einen förmlichen Wald stachliger, pigmentierter Fortsätze zwischen die Sphincterzellenlage entsenden. Es gehört jedoch auch am Pupillarrande zu den Ausnahmen, dass die Dilatatorfortsätze direkt mit den Sphincterzellen in Contact geraten; für gewöhnlich werden die Fortsätze der Dilatatorzellen bereits bei dem neun Monate alten menschlichen Embryo von den mit dem Pupillarrand concentrisch vorüberziehenden

Sphincterbündeln durch in der Regel gefässhaltiges Bindegewebe getrennt.

Dieses Verhalten ist an allen übrigen Stellen, an denen Dilatator und Sphincter gleichzeitig vorkommen, ausnahmslos anzutreffen. Die Fortsätze der Dilatatorzellen inserieren in jedem Fall an dem die Muskelbündel des Sphincter umkreisenden Mesenchymgewebe, wodurch ihnen naturgemäss eine weit kräftigere Wirkung auf den Gesamtinhalt der Muskelbündel verliehen ist, als wenn die einzelnen Dilatatorfasern direct nur mit den ihnen unmittelbar aufliegenden Sphincterzellen verbunden wären.

An dem peripheren, dem Ciliarrande der Iris zugekehrten Ende des Sphincter vermag ich beim neun Monate alten menschlichen Embryo radiär gerichtete Faserzüge des Sphincter noch nicht zu erkennen. Es hat hiernach den Anschein, als wenn die Entwicklung radiärer Transmissionsbündel des Sphincter aus den concentrischen erst unter dem Einfluss des Muskelzuges stattfindet.

B. Entwicklung des Musculus Dilatator pupillae.

Bei der Darstellung der Entwicklung des Sphincter war es vielfach unvermeidlich, auf die Beziehungen desselben zum Dilatator einzugehen. Es sei daher bezüglich mancher Einzelheiten, den letzteren betreffend, auf den obigen Abschnitt verwiesen.

In meiner vorläufigen Mitteilung: „Ueber die Entwickelung der Binnenmusculatur des Auges“ ist in dem Abschnitt, der von der Entwicklung des Dilatator handelt, gesagt, dass die Entwickelung des letzteren sich dadurch einleitet, dass die bis dahin senkrecht zur Irisfläche orientierten Epithelzellen des Pigmentblattes eine schräge Stellung einnehmen und von ihrer vorderen Kuppe einen einzigen, pupillarwärts gerichteten Fortsatz entsenden. Es liegt auch jetzt kein Anlass vor, die damalige Darstellung wesentlich zu modificieren, dieselbe bedarf jedoch noch einer weiteren Vervollständigung. Es blieb nämlich hiernach unerklärt wie es mit diesem Entwicklungsmodus zu vereinigen ist, dass auf Flachschnitten aus dem Niveau der Bruch'schen Membran glatte Muskelzellen mit langen stäbchenförmigen Kernen und mit nach beiden Seiten spindlig anlaufenden Enden angetroffen werden.

Nachdem ich mir selbst darüber klar geworden, hatte Herr Geheimrat Sattler-Leipzig, die Liebenswürdigkeit, auch von seiner Seite noch besonders darauf aufmerksam zu machen. Meine seither zur definitiven Aufklärung angestellten Untersuchungen haben nun ergeben, dass der Typus von Dilatatorzellen mit nur einem pupillarwärts gerichteten Fortsatz in der Gegend des Sphincter der vorherrschende ist, dass sich aber ausserdem noch und zwar vorwiegend am Ciliarrand der Iris Dilatatorzellen nachweisen lassen, deren einziger Fortsatz ciliarwärts gerichtet ist, — auf die dilatierende Wirkung bleibt ja die Richtung des Fortsatzes ohne Einfluss — und dass schliesslich auch noch eine grössere Anzahl von Dilatatorzellen vorhanden ist, die Fortsätze nach beiden Richtungen aussenden. Um sich von dem Vorhandensein der letzteren zu überzeugen, ist es unumgänglich erforderlich, Flachschnitte zu Hilfe zu nehmen. Ich befinde mich damit, wie ich sehe, im Einklang mit Heerfordt, der Dilatatorzellen mit einem, wie mit zwei Fortsätzen abgebildet hat.

Beim Kaninchen im Alter von 14 Tagen ist der Dilatator bereits vollständig entwickelt; die diesbezüglichen Verhältnisse sind auf Figur 18 wiedergegeben; es sind auf derselben fast nur pupillarwärts gerichtete Fortsätze zu erkennen. Die Art der Verbindung mit dem Sphincter ist bereits bei der Darstellung der Entwicklung desselben beim gleichaltrigen Kaninchn beschrieben (siehe S. 541).

Figur 19 stellt die Dilatatorfaserung beim acht bis neun Monate alten menschlichen Embryo an der Hinterfläche des Sphincters im äusseren (ciliaren) Drittel desselben dar. Die Isolierung der Dilatatorzellen ist unbeabsichtigter Weise durch Maceration mit den Bleichungsreagentien erreicht. Wenn in meiner vorläufigen Mitteilung angegeben ist, dass eine Dilatatorfaserung im Bereich des Sphincters nur im äusseren Drittel bis zur Hälfte desselben zu erkennen ist, so ist das ein Irrtum, der darauf zurückzuführen ist, dass die zarten protoplasmatischen Fortsätze der Dilatatorzellen bei der Bleichung meistens zerstört und dadurch meiner Beobachtung entgangen waren. Es sind vielmehr die Epithelzellen des Pigmentblattes im ganzen Bereich des Sphincter mit gleichartigen Fortsätzen versehen, wie sie auf der ganzen übrigen Irisfläche zu finden sind. Nur findet sich im Bereich des Sphincter keine ausgesprochene Bruch'sche

Membran, und ist das folgendermassen zu erklären: Ausserhalb des Sphincters (peripher-, bezw. ciliarwärts von demselben) legen sich die Fortsätze der aus den Epithelzellen des Pigmentblattes der sekundären Augenblase hervorgegangenen Dilatatorzellen flach zusammen und entsteht dadurch eine zusammenhängende, als die bekannte Bruch'sche Haut bezeichnete Schicht. Im Bereich des Sphincter dagegen unterbleibt diese flache Zusammenlagerung der Fortsätze, dieselben ziehen vielmehr schräg nach vorn und pupillarwärts, um an den Mesenchymhüllen der Sphincterbündel zu inserieren. Es ist also im Bereich des Sphincters gar keine Möglichkeit gegeben, dass die Dilatatorfasern sich zu einer wahrnehmbaren Membran zusammenlegen können, und erklärt es sich hierdurch auf die einfachste Weise weswegen die sogen. Bruch'sche Membran im Bereich des Sphincters allmählich aufhört.

In dieser Gegend sind vorzugsweise Muskelzellen mit einem einzigen Fortsatz anzutreffen. Dass ausserdem zahlreiche Dilatatorzellen vorhanden sind, die sich genau wie andere glatte Muskelzellen verhalten, d. h. spindlig geformt und mit **zwei** Fortsätzen versehen sind, erkennt man am besten, wie bereits bemerkt, auf Flachschnitten in der Mitte der Irisbreite (siehe Figur 20). Hier erkennt man neben vereinzelten unipolaren Muskelzellen auch zahlreiche bipolare Muskelzellen mit einem mehr länglichen Kern- und langgestreckter spindelförmiger Gestalt, während die unipolaren Muskelzellen an einer keulenförmigen Gesalt und einem kugelrunden oder ovalen Kern kenntlich sind.

Dass die abgebildeten glatten Muskelzellen aus dem Pigmentblatt der sekundären Augenblase hervorgegangen sind, und es sich nicht etwa um die Mesenchymzellen des Irisstromas handelt, welche der aus den Fortsätzen der Dilatatorzellen gebildeten Schicht (sogen. Bruch'schen Membran) **vor**gelagert sind, wird durch die in diesem Stadium besonders um um den Kern sehr reichlichen **Pigmentanhäufungen** mit

absoluter Sicherheit bewiesen. Auch der Einwand, dass etwa das Pigment bei dem Bleichen, bezw. durch die hierbei stattfindende Maceration in die erwähnten Mesenchymzellen hineingeschwemmt sei, ist hinfällig, da sich die Pigmentierung ausschliesslich auf die Dilatatorzellen und zwar hauptsächlich auf den basalen Teil, — während die Fortsätze allmählich pigmentfrei werden — und auf das innere Epithel der Pars iridica retinae beschränkt.

Es ist hiernach als erwiesen anzusehen, dass die Dilatatormuskelzellen umgewandelte, bezw. weiter entwickelte Formen der Zellen des Pigmentblattes der sekundären Augenblase im Bereich der Iris darstellen, und die am Eingang dieses Abschnitte angedeutete Schwierigkeit durch den auf Flachschnitten gelungenen Nachweis bipolarer, durch ihren Pigmentgehalt als Zellen des Pigmentepithelblattes gekennzeichneter Muskelzellen als endgültig beseitigt zu erachten.

Die spezielle Art der Verbindung des Dilatators mit den verschiedenen Abschnitten des Spincters ist in dem vorigen Abschnitt ausführlich erörtert.

An der Iriswurzel nehmen die Fortsätze, soweit es sich um unipolare Dilatatorzellen handelt, eine nach auswärts (ciliarwärts) gekehrte Richtung ein. Letztere verlaufen dabei in streng frontaler Richtung und inserieren entweder an dem Bindegewebe der Gefässwandungen, oder an dem dazwischen gelegenen Mesenchymgewebe. Bisweilen löst sich ein Strang pigmentierter Muskelzellen aus dem Epithellager des Pigmentblattes, jedoch mit diesem im Zusammenhang bleibend, heraus, verläuft in frontaler Richtung durch das Stroma der Iriswurzel und endigt dort in der eben beschriebenen Weise (siehe Figur 21). Es können somit die von Grunert nach dieser Richtung hin an dem Dilatator des Erwachsenen gemachten Beobachtungen im Gegensatz zu Heerfordt von mir nach meinen Befunden an der Iris des neun Monate alten menschlichen Embryos als durchaus zutreffend bezeichnet werden.

Das interessante meines Befundes wird erhöht dadurch, dass die Muskelzellen dieses sich frei in das Stroma in frontaler Richtung hineinerstreckenden Stranges hier deutlich pigmentiert sind, ihre Abkunft von dem Epithel des Pigmentblattes somit

über jeden Zweifel erhaben ist. Hinzufügen möchte ich jedoch, dass eine derartige Fortsetzung des Dilatators in Form eines isolierten Stranges nur auf relativ sehr wenigen Schnitten zu finden und dass es deshalb nicht angängig ist, nach dem Vorkommen derartig vereinzelter muskulöser Zellstränge eine freie Endigung des Dilatator im Stroma der Iriswurzel als Norm der Insertionsweise des Dilatators an seinem ciliaren Ende hinzustellen. Für gewöhnlich sistiert jede Produktion von Ausläufern seitens der Epithelzellen mit dem Ansatz des Ciliarkörpers. Diese verschiedene Endigung des Dilatators, also in der Regel unmittelbar da, wo der Ciliarkörper an der hinteren Irisfläche ansetzt, vereinzelt in Form eines frei in das Stroma der Iriswurzel sich fortsetzenden Muskelzellenstranges, ist vollkommen unabhängig von accomodativen Vorgängen, da ja doch davon bei einem neun Monate alten Embryo nicht die Rede sein kann; ausserdem trifft man die beiden Formen an ein und derselben Iris. Ein Uebergang von Dilatatorfasern in die Ciliarmuskulatur ist nirgends nachzuweisen. Beide Muskelsysteme werden überall durch breite Züge des Mesenchymstroma der Iriswurzel getrennt.

Ein ganz eigenartiger Befund war bei der Untersuchung der Iris eines Affen (Macacus nemestrinus) zu erheben. Das Irisstroma desselben wird, abgesehen von den Gefässen und ihren aus fibrillärem Bindegewebe bestehenden Wandungen von grossen Pigmentzellen gebildet, die mit ihren reich verzweigten Ausläufern ein dichtes Maschenwerk bilden, in deren Lücken sich Wanderzellen vorfinden. Es stellt dieses Stroma gewissermassen den Typus des reticulären Mesenchymgewebes dar, wie wir es auch in der menschlichen Iris (auch des Erwachsenen) wieder finden. Bekanntlich hat zuerst v. Michel diese elementare Struktur der Iris durch eingehende Untersuchungen, besonders auch durch Isolierung der Elemente des Stroma, festgestellt und damit die landläufige Ansicht von der Zusammensetzung der Irisstroma des Menschen aus fibrillärem Bindegewebe definitiv widerlegt. Der Uebergang zum lymphadenoiden Gewebe ist leicht gegeben, wenn wir uns vorstellen, dass sich in den reticulär angeordneten Zellen und ihren Ausläufern collagene Fibrillen bilden, wie dieses durch C. Flemming (23) bewiesen ist, und sich nun der protoplasmatische Rest der Zellen von den collagenen Fortsätzen zurück-

zieht, auf diesen einen Endothelbelag bildend. Das reticuläre Irisstroma des Menschen und des Affen stellt also gewissermassen eine Vorstufe des lymphadenoiden Gewebes dar.

Die Pigmentierung der Stromazellen ist lediglich als ein accidenteller Vorgang zu betrachten. Dieselben Verhältnisse liegen im Stroma der Aderhaut hinsichtlich der verästelten Pigmentzellen desselben vor. Es ist auf diese Weise an der Hand der Entwicklungsgeschichte sehr leicht, sich die anatomischen Verhältnisse des Iris- und Aderhautstroma klar zu machen. Das Verständnis ergiebt sich sofort mit dem Moment, indem wir uns bewusst werden, dass die pigmentierten oder pigmentfreien Stromazellen der Iris, wie der Chorioidea nichts anderes, wie die Urform des Mesenchymgewebes vorstellen. Im Ligamentum petinatum hat sich bereits der Uebergang zu lymphadenoidem Gewebe vollzogen, hier finden wir ein collagenes, mit einem grossen Reichtum an elastischen Fibrillen (Lauber 21) versehenes Fasergerüstwerk, welches mit Endothelzellen besetzt ist, so dass sich hieraus zusammen mit dem Endothelbelag auf der Vorderfläche der Iris und an der Hinterfläche der M. Descemeti als Gesammtresultat für die Vorderkammer der vollständige Charakter derselben als der eines Lymphraumes ergiebt. Das Irisstroma besonders albinotischer Tiere dürfte im Gegensatz zu dem nur schwer zu traktierenden Mesenterium das dankbarste Objekt für das Studium der Bindegewebsfrage abgeben.

Der Dilatator bei dem oben bezeichneten Affen ist nun sehr dürftig entwickelt. Die Fortsätze der Pigmentepithelzellen sind relativ kurz, so dass eine vielfache Uebereinanderlagerung nicht stattfinden kann, ferner stark pigmentiert; so dass auf den ersten Blick eine aus den Fortsätzen der Pigmentepitelzellen gebildete Bruch'sche Membran überhaupt zu fehlen scheint. Eine genauere Untersuchung lässt indessen erkennen, dass auch hier die bekannte Schrägestellung der Zellen, die Ausziehung einer nach vorne gelegenen Ecke in einen Fortsatz vorhanden ist, und dass die pigmentierten Fortsätze sich zu einer dünnen Bruch'schen Haut zusammenlegen, so dass auch hier das Gesetz, dass der Dilatator ganz allgemein ein Attribut der Säugetiere ist, sich bestätigt findet. Das anatomisch und physiologisch ausserordentlich interessante und wichtige Moment liegt nun darin, dass die verzweigten Pigmentzellen

des Stromas Fortsätze zwischen die Dilatatorzellen entsenden und dass diese Fortsätze sich innerhalb der Dilatatorzellenschicht verzweigen (siehe Figur 22).

Ein Eindringen von Bindegewebszellfortsätzen in ein geschlossenes Epithellager wird ja wohl als auch an anderen Stellen (Haut) vorkommend bezeichnet. Am Auge und an dieser Stelle dürfte dagegen eine derartige unzweideutige Beobachtung wohl noch nicht gemacht sein. —

Nachdem von anderer Seite (Sieb old) contractile Pigmentzellen im Irisstroma beschrieben sind, fragt es sich nun, ob und inwieweit die Stromazellen auch in dem vorliegenden Falle die Wirkung des mit ihm so innig verbundenen Dilatator zu unterstützen imstande sind. Daran schliesst sich die weitere Frage, ob nicht auch umgekehrt aus einer derartigen Durchflechtung der epithelialen mit den mesenchymatösen Elementen ein gesteigerter Einfluss der Action des Dilatators auf den Flüssigkeitswechsel im Irisstroma resultiert. — Es erhebt sich somit dieser Befund in seiner Bedeutung weit weit über diejenige eines anatomischen Curiosums! —

Für einen Untersucher an der Stätte, dessen Leiter die Aufdeckung der komplizierten Muskelentwickelungsvorgänge in erster Linie mit zu verdanken ist, lag es von vornherein beim ersten Auffinden der Dilatatorzellen beim 14-tägigen Kaninchen sehr nahe, die Parallele mit der Epithelmuskelzelle der Actinien zu ziehen, bezw. die Dilatatorzellen als Epithelmuskelzellen im O. Hertwig'schen Sinne aufzufassen. Auf denselben Gedanken ist, wie ich sehe, auch Heerfordt verfallen.

Indessen dürfte es, so lange es noch nicht gelungen ist, Aufschluss zu gewinnen über das Verhalten bezw. über die Anordnung der Muskelfibrillen zum übrigen Zellinhalt, noch nicht angängig sein, die Dilatatorzelle mit der Epithelmuskelzelle der Wirbellosen in direkten Vergleich zu setzen, zumal sich bezüglich der Entwicklung doch einige, nicht unwichtige Differenzen ergeben, besonders darin bestehend, dass die Umwandlung in eine Muskelzelle mit einer Veränderung der Form der ganzen Zelle einhergeht.

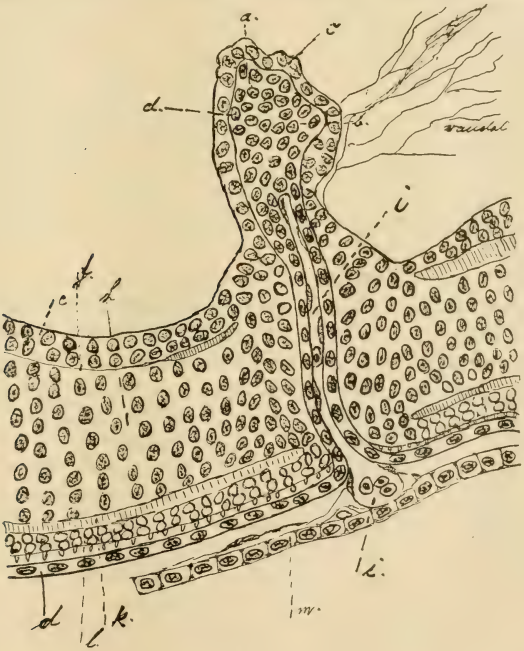
Dagegen möchte Verfasser es als ein ungewöhnliches und sonst wohl kaum zu beobachtendes Kennzeichen der Dilatatormuskulatur hervorheben, dass es in dieser zweifellose unipolare glatte Muskelzellen giebt.

C. Bezüglich der Entwicklung des Musculus Retractor lentis der Fische,

ist in aller Kürze Folgendes zu sagen:

An dem Aufbau der Campanula beteiligen sich folgende Schichten, bezw. Gewebsarten:

a. Das Mesenchymgewebe in Gestalt eines Blutgefässes, welches von der ventralen Aussenfläche des Bulbus an der Wurzel der Campanula-Anlage in diese eindringt (in der Textfigur 5, welche genau nach einem — schrägen — Sagittalschnitt durch das Auge einer 13 mm langen Forelle — nur die Anordnung



Textfigur 5.

der Zellen in der Retina i. e. S. ist schematisiert wiedergegeben — angefertigt ist. bei i.) Dieses Gefäss entstammt dem sehr dürftig entwickelten Mesenchymgewebe, welches zwischen dem Pigmentblatt (d) und der Anlage des Scleralknorpels (m) eingelagert ist. Auf dem der Figur 5 entsprechenden Schnitt sieht man das Gefäss in etwa ein Drittel der Höhe des Campanula-Kolbens endigen, in seinem Lumen befinden sich ovale kernhaltige Blutkörperchen.

b. Beide Blätter der sekundären Augenblase. Wie aus Figur 5 ersichtlich, dringt das Pigmentblatt zusammen mit dem Blutgefäss, dieses umscheidend, in das Innere des Campanulakolbens vor. Da, wo das Gefäss endigt, ziehen über dasselbe grosse Zellen mit grossen, runden blassen Kernen hinweg; diese sind nicht als Mesenchymzellen anzusehen; sie sind vielmehr aus einer starken Wucherung der Zellen des Pigmentblattes hervorgegangen, die den Kern des Campanulakolbens bildet. Dieser Kern ist durch eine scharfe Linie überall deutlich von der aus den Zelllagen des inneren (Sinnes-) Blattes der sekundären Augenblase gelieferten Umhüllung getrennt und setzt sich continuierlich in die einschichtige Zelllage des Pigmentepithelblattes fort. Die vom Pigmentblatt gelieferten Zellen des Kernes werden pigmentfrei (wie die Zellen des Sphincter). Die Umhüllung des Kerns wird vom Sinnesblatt der sek. Augenblase geliefert.

Man sieht, wie sich sämmtliche Zellschichten des letzteren (des Sinnesblattes) zu einem konischen Hohlzapfen vereinigen, der sich allmählich bis zu der einschichtigen Hülle des Kernes des Campanulakolbens verjüngt. Die Zellen dieser Hülle werden bei der weiteren Entwicklung niedrig, ihre Kerne mehr weniger abgeplattet, während ihr Protoplasma Pigmenteinlagerungen erhält (besonders an der Kuppe des Kolbens), — ebenso wie die hintere Epithellage der Pars iridica retinae. — Der Kolben selbst zeigt keine regelmässige Oberfläche, vielmehr lassen sich schon jetzt hauptsächlich zwei Fortsätze unterscheiden, ein nach oben gerichteter (a) und ein nach dem Fundus oculi nach hinten zu gekehrter (b). — An dem letzteren sind zahlreiche feine Ausläufer angeheftet, von denen ich es dahingestellt sein lassen möchte, ob es sich um glashäutige (cuticulare) Fasern, oder um protoplasmatische Mesenchymzellenausläufer handelt. — Bei der 22 mm

langen Forelle ist nun der Kolben hauptsächlich nach zwei Richtungen ganz beträchtlich weiter gewachsen, und zwar entsprechend dem Fortsatz a nach oben zu, dem Fortsatz b entsprechend nach hinten zu, so dass der ursprünglich einfache Kolben in zwei kolbige Fortsätze gegabelt ist. Die mehrschichtige, aus dem inneren Blatt der sekundären Augenblase hervorgegangene Kernhülle bleibt tief am Grunde des Kolbens zurück. Das Gefäss i hat sich bei dem 22 mm langen Fischchen in drei Aeste gegabelt, und zwar verläuft der eine Zweig im Innern des nach hinten gerichteten Fortsatzes. Der zweite Ast durchsetzt den nach oben gerichteten Fortsatz. Der dritte schliesslich verläuft nach dem Scheitelpunkt des Winkels, der von dem oberen und hinteren Fortsatz gebildet wird, und tritt hier, das Epithel durchbrechend, in Verbindung mit dem von hinten, von der Sehnerveneintrittsstelle herkommenden Gefäss, so dass die Campanula durch einen Mesenchymstrang mit dem Fundus oculi in Verbindung gesetzt ist. Die Zellen des Kernes des Campanulakolbens verwandeln sich in glatte Muskelzellen (Musc. Retractor lentis).

Die Verbindung des oberen Fortsatzes des Kolbens mit der Linse erfolgt bei der 22 mm langen Forelle durch feine Fasern von derselben Beschaffenheit, wie sie auf Textfigur 5 bei b abgebildet sind. In jedem Fall lässt sich von den die Campanula mit der Linse verbindenden Fasern mit Bestimmtheit sagen, dass sie in keinem Fall von Mesenchymzellen ausgehen, die in dieser Gegend vollständig fehlen und dass es sich demnach um Fasern handelt, die genetisch mit den Zonulafasern auf derselben Stufe stehen (vergl. auch 20).

D. Entwicklung der Accommodationsmuskulatur.

Aus Analogiegründen lag es ja wohl sehr nahe, zu vermuten, dass auch die Accommodationsmuskulatur sich zum Epithel der sekundären Augenblase genetisch in Beziehung setzen lassen würde. Weist doch Nussbaum (4) nach der Darstellung der Entwicklung des Sphincter ausdrücklich darauf hin, dass nunmehr die Untersuchung auch auf den Accommodationsmuskel zwecks Feststellung seiner Abstammung zu richten sei. Auch Verfasser stand, besonders nachdem die Untersuchung der Entwicklung des Sphincter ein die Nussbaum'schen Resultate

bestätigendes Ergebnis geliefert hatte, unter dem Banne dieser Vermutung. Die letztere erhielt neue Nahrung, als Verfasser bei einer zwei Tage alten Ratte innerhalb der von der Ciliarfalte gebildeten Ausbuchtung nach aussen von dem Pigmentblatt scheinbar abgeschnürte Epithelzellenhaufen vorfand. Die weiteren Ermittlungen hatten aber nun sehr bald ein Ende. Trotzdem junge Mäuse und Ratten in kontinuierlicher, immer um einen Tag differierender Entwicklungsfolge bis zum 19., bezw. 25. Tage in Serienschnitten untersucht wurden, gelang es doch niemals festzustellen, dass die Epithelzellenhaufen, die — auf Schnitten — in der Gegend der Ciliarfalte vor dem Zellenzug des Pigmentblattes sich vorfanden, und von denen es den Anschein hatte, als seien dieselben im Begriff, sich von der Unterlage abzulösen, oder welche bereits thatsächlich von der letzteren scheinbar abgetrennt waren, eine Anlage glatter Muskulatur repräsentierten, oder dass die Zellen derselben sich in glatte Muskelzellen umwandelten. In älteren Stadien gar verschwanden allmählich die ungemein vielgestaltigen und komplizierten, unter dem Einfluss des Hineinwucherns des Mesenchymgewebes entstandenen Windungen und Ausbuchtungen des Pigmentblattes und des ihm aufliegenden inneren Blattes, die Epithelzellenzüge ebneten sich, wurden allmählich immer gradliniger, aus den Ausbuchtungen wurden langgestreckte Ciliarfortsätze, und die vorher bei der zwei Tage alten Ratte und in den darauffolgenden Stadien (etwa bis zum achten Tage) scheinbar abgeschnürten Zellhaufen waren verschwunden, ohne dass man fürs Erste wusste, wo sie geblieben waren, bezw. was aus ihnen geworden war. Das dem Pigmentblatt aufliegende Mesenchymlager als Ursprung des M. ciliaris anzusehen, lag zunächst gar keine Veranlassung vor; dasselbe erstreckte sich in gleicher Anordnung und Gestalt in das Stroma der Iris, der Hornhaut und liess sich auch um die ganze sekundäre Augenblase herum verfolgen. Dort bildete sich aber doch nach der bisherigen Anschauung überall nur Bindegewebe. Verfasser war aus diesen Gründen nahe daran anzunehmen, dass die Augen genannter Tiere überhaupt eines Ciliarmuskels entbehrten, und dieselben als ein für die Lösung der Frage ungeeignetes Material anzusehen. Erst der exakte Ausfall einer Färbung mit Eisenhaematoxylin (Benda)-Pikrofuchsin an Schnitten von dem Auge einer 25 Tage alten

Ratte liess erkennen, dass dieselbe nicht nur einen — allerdings dürftigen — Ciliarmuskel, sondern sogar einen mit diesem unmittelbar zusammenhängenden Aderhautmuskel, der die Hauptmasse der Aderhaut ausmacht, besitzt. Die Schwierigkeit der Aufdeckung der Entwicklungsverhältnisse der Ciliarmuskulatur bei der Ratte hatte also ihren Grund in der enormen Ausdehnung der Chorioidealmuskulatur dieses Tieres, so dass es unangängig erschien, das Ganze, welches ursprünglich mit Sclera, Iris und Hornhaut dasselbe Aussehen teilte, von vornherein als Muskelgewebe anzusehen.

Die weitere Nachprüfung erklärte auch die Erfolglosigkeit der Suche nach einem aus umgewandelten Epithelzellen hervorgegangenen Ciliarmuskel in der Gegend der Ciliarfalte. Die an dieser Stelle anscheinend freiliegend angetroffenen Epithelzellenconglomerate erwiesen sich nicht als abgeschnürt: es handelte sich vielmehr nur um faltige, im Gebiet der Ciliarfalten kuppelförmige, in konzentrischer, bezw. tangentialer Richtung erfolgte Ausstülpungen, von denen beim Schneiden Calotten abgetragen waren; es liess sich feststellen, dass diese scheinbar freien Zellhaufen auf den nächsten Schnitten mit dem Epithellager des Pigmentblattes in unmittelbarem Zusammenhang standen und dass nirgends und in keinem Stadium auch nur eine Epithelzelle aus dem Zellverbande des Pigmentblattes frei wurde, um sich etwa in eine glatte Muskelzelle umzuwandeln. Das bei der 25 Tage alten Ratte die ganze sekundäre Augenblase von aussen unmittelbar umgebende, unzweifelhaft als glatte Muskulatur anzusprechende Gewebe musste also einen anderen Ursprung haben.

Die nach dieser Richtung hin angestellten Untersuchungen haben nun Folgendes ergeben:

Bei der einen Tag alten Maus wird die secundäre Augenblase, wie bereits beschrieben, von Mesenchymgewebe in lamellärer Anordnung umgeben. Die Zellen desselben bestehen aus langgestreckten, spindelförmigen Zellen mit stäbchenförmigen, an den Ecken abgerundeten Kernen (Fig. 1 und 23). Dieses Mesenchymgewebe geht nach der Peripherie kontinuierlich über in das mit ihm identische Mesenchymgewebe von reticulärer Formation. Nach vorne zu setzt sich das lamellär angeordnete Mesenchymgewebe in das ihm nach jeder Richtung hin gleichartige Stroma der Hornhaut und der Iris fort (vgl. Fig. 7), wobei in der Gegend

der Ciliarfalte eine starke Zellvermehrung und Gefässneubildung wahrzunehmen ist. Die Bildung der Ciliarfalte erfolgt anscheinend unter dem Einfluss des Vordringens des gefässhaltigen Mesenchymzapfens, wie ja der Bildung der Ciliarfortsätze überhaupt die Tendenz einer Oberflächenvergrösserung zu nutritiven Zwecken zu Grunde liegt.

Bereits am dritten Tage hat sich bei der Ratte eine Differenzierung im Bereich der späteren Sclera und Aderhaut vollzogen, darin bestehend, dass sich im Gebiet der zukünftigen Lederhaut zwischen den Mesenchymzellen collagene Fibrillen abgeschieden haben, die sich mit Säurefuchsin intensiv färben. Im Bereich der Uvea ist dagegen der ursprüngliche Zustand erhalten geblieben; von kollagener Substanz ist hier nichts nachzuweisen, das ganze Gewebe hat seinen rein protoplasmatischen Charakter behalten (siehe Fig. 24).

Auch im Bereich der Cornea ist es zur Abscheidung von kollagenen Fibrillen gekommen, während das Stroma der Iris unverändert geblieben ist. Die ersten Andeutungen von kollagener Substanz sind übrigens auch schon bei der einen Tag alten Maus zu finden und auf Figur 23 bei d abgebildet.

Bei der 16 Tage alten Ratte haben Sclera und musculöse Chorioidea bereits ihren endgültigen Charakter und die bleibende Form ihrer Elemente angenommen. Figur 25. Wir sehen nach aussen von dem pflastermässig angeordneten Pigmentepithel eine aus etwa fünf Zelllagen bestehende Schicht, deren Zellen nach Form, Tinctionsvermögen und gegenseitigen Lageverhältnissen genau dieselben Merkmale darbieten, wie die schon beim Embryo (s. oben) in dieser Gegend vorhandenen Mesenchymzellen. Sie sind im Allgemeinen nur noch voluminöser, ihr Protoplasmaleib dicker und länger geworden; das letztere gilt auch besonders für ihre in stumpf-abgerundete Enden auslaufenden Kerne, wodurch ihr stäbchenförmiges Aussehen ganz exquisit hervortritt. Collagene Fasern sind nirgends zwischen zwei zusammenliegenden Zellen zu erblicken. Dagegen haben sich in dem nach Aussen von der eben beschriebenen Schicht gelegenen scleralen Anteil des Mesenchyms ganz bedeutende Veränderungen vollzogen. Hier hat die Ablagerung von Collagen eine ganz erhebliche Zunahme erfahren. Handelte es sich bei der drei Tage alten Ratte nur um feine collagene Fibrillen, so sind jetzt breite, mächtige Fibrillenbündel

zwischen die Zellen eingeschoben. Letztere sind dadurch ganz erheblich auseinander gedrängt, wie das beim Vergleich von Fig. 25 mit Fig. 24 und 23 sehr deutlich zu erkennen ist. Ferner sind die Zellen stark abgeplattet, so dass ein Zellleib neben den gleichfalls abgeplatteten, spitz auslaufenden Kernen kaum zu erkennen ist.[1])

Es hat sich also jetzt in dem scleralen Teil des Mesenchymgewebes eine weitgehende Differenzierung gegenüber dem uvealen Teil desselben, der den ursprünglichen Zustand conserviert hat, vollzogen. Waren bei dem Embryo (Fall 1) irgend welche Unterschiede zwischen den Elementen der beiden jetzt vorhandenen Schichten noch nicht zu praecisieren, so können wir bereits bei der drei Tage alten Ratte von der äusseren Schicht des Mesenchymgewebes mit Bestimmtheit erklären, dass dieselbe jetzt aus einfachem fibrillären Bindegewebe besteht, und können wir nun auch, nachdem wir wissen, wie fibrilläres Bindegewebe in diesem Stadium aussieht, umgekehrt von der nach innen bulbärwärts gelegenen Schicht des Mesenchyms behaupten, dass dieses etwas Anderes, kein fibrilläres Bindegewebe ist. Sehen wir nun, dass diese von dem Scleralgewebe so wohl zu unterscheidende Schicht nach vorne in eine Zellenhäufung in einer Gegend, in der wir gewöhnlich den glatten Ciliarmuskel antreffen, sich fortsetzt, berücksichtigen wir ferner die Gestalt der Zellen und der Kerne, die unmittelbare Zusammenlagerung der Zellen, ihr färberisches Verhalten (siehe Fig. 24 und 25) so liegt es schon jetzt sehr nahe, diese ganze Schicht, einschliesslich der Zellenhäufung, die wir sonst als Ciliarmuskel bezeichnen, als glatte Muskulatur anzusehen. Diese Vermutung wird zur absoluten Gewissheit, wenn wir sehen, dass dieselbe Schicht auch bei dem ausgewachsenem Tier genau dieselben Charaktere aufweist. Und das ist thatsächlich der Fall. Wir sehen auf Fig. 26, wenn wir zunächst einmal von den Gefässen, die später beschrieben werden sollen, abstrahieren, dass hinter, bezw. auf der Figur unter den Gefässen eine Schicht sich ausbreitet, die ohne Zweifel von Jedermann sofort als eine Schicht glatter Muskulatur ausge-

[1]) Infolge eines Versehens des Lithographen fehlen auf Fig. 25 die Bindegewebszellen in der Scleralschicht.

sprochen werden wird. Das Präparat, welches der Abbildung zu Grunde gelegen hat, stellt die injicierte und isolierte Aderhaut einer erwachsenen Ratte von der Fläche dar. Es ist eine beliebige Stelle — eine Partie unmittelbar neben der Eintrittsstelle der Centralgefässe für die bildliche Darstellung herausgegriffen. — Wir haben also bei der Ratte — und bei der Maus liegt es genau ebenso — anstelle eines Ciliarmuskels einen den ganzen hinteren Bulbusabschnitt bis zur Hornhautbasis umfassenden, aus dem embryonalen Mesenchymgewebe hervorgegangenen Uvealmuskel. Der Ansatz an der Hornhautbasis bei dem ausgewachsenen Tier erfolgt in der Weise, dass die letzten Ausläufer der sich keilförmig zuschärfenden Muskelmasse einschieben 1. zwischen das Endothel der Membr. Descemeti, so dass dieses der Hinterfläche der terminalen Muskelzüge aufliegt und 2. die Wandung eines in dieser Gegend regelmässig anzutreffenden Ringgefässes (Plexus venosus), so dass die letztere (die Gefässwand) mit ihrem Endothelbelag der vorderen Fläche der Muskelendigung unmittelbar aufliegt. Die letzten Muskelzellen verlieren sich unmittelbar nach innen (auf die Hornhautmitte bezogen) von dem Querschnitt des genannten Gefässes in Hornhautparenchym. Die Trennung von dem Stroma der Iriswurzel wird durch das sich nach hinten keilförmig zuschärfende, locker angeordnete Maschenwerk des Lig. pectinatum bewirkt.

Interessant ist nun das Verhalten der Zellen des letzteren bei der ausgewachsenen Ratte, besonders von dem Gesichtspunkt aus, dass in dem embryonalen Leben und in den ersten Tagen des postembryonalen Lebens diese Zellen mit den Zellen der Uvealmuskulatur identisch waren, und es im Gegensatz zur Sclera an dieser Stelle, im Ligamentum pectinatum, nicht zu massenhafter Abscheidung von Collagen kommt.

Vergleichen wir nun die Zellen des Ciliar- bezw. Chorioidealmuskels mit den Zellen des Ligamentum pectinatum, so ist zu bemerken:

1. Die Kerne des letzteren sind wesentlich kleiner, der Länge wie der Dicke nach. Die Form der Kerne variiert nach dem Alter des Tieres. Im jugendlichen Zustand sind die Ecken noch abgerundet, beim erwachsenen Tier sind dieselben spindelförmig ausgezogen.

2. Der Protoplasmaleib der Zellen des Lig. pectinatum ist ausserordentlich dürftig.

Während bei den Muskelzellen zu den Seiten des Kerns immer noch ein beträchtlicher Protoplasmastreifen wahrzunehmen ist, fehlt derselbe bei den Zellen des Lig. pect. fast ganz. Das Protoplasma ist hauptsächlich an den Polen der Kerne angeordnet. Da die Zahl der Zellen im Verhältnis zu dem ihnen zugewiesenen Terrain gering ist, die Zellen selbst durch Ausläufer, die den Polen der Kerne entsprechen, mit einander verbunden sind, ist der Protoplasmaleib der Zellen des Lig. pect. spindelförmig in die Länge gezogen.

Die Entwicklung von collagenen Fibrillen, ob und wann dieselbe in dem Zellleib der Ligam.-Zellen zu Stande kommt — es sei hierbei nochmals auf die Arbeit von Flemming (23) verwiesen —, können wir vorläufig bei der Gegenüberstellung der Zellen des Lig. pect. und des Musc. ciliaris ausser Acht lassen; vgl. auch Seite 551.

Jedenfalls ergiebt dieser Vergleich der beiden Zellarten untereinander mit gleichzeitiger Berücksichtigung, dass eben dieselben Zellen in der Jugend absolut gleichartig waren, das Resultat, welche mir für die Auffassung des Verhältnisses der Bindegewebszelle zur glatten Muskelzelle von hoher Wichtigkeit zu sein scheint, dass wir gar nicht berechtigt sind, tiefgreifende Unterschiede zwischen diesen beiden Zellarten zu konstruieren. Eine Verschiedenheit dem Wesen nach kann überhaupt nicht aufrecht erhalten werden: die bei der Entwicklung hervortretenden Differenzen sind lediglich die Folge der Einwirkung verschiedener nutritiver und funktioneller Verhältnisse. Ob aus einer indifferenten Mesenchymzelle eine spindelförmige Bindegewebszelle oder eine glatte Muskelzelle entsteht, hängt u. A. davon ab, welche functionellen Anforderungen an die Zelle herantreten. Besteht ihre Aufgabe darin, fibrilläre Stützsubstanz zu liefern, so bleibt neben dieser Aufgabe der Zelle kein Spielraum für die weitere Entwicklung ihres Wachstums. Es ist auch nicht unwahrscheinlich, dass Teile ihres Protoplasmaleibes direkt zur Produktion von Collagen verbraucht werden.

Soll dagegen die Mesenchymzelle Bewegungszwecken dienen, so besteht die Hauptaufgabe in der Anreicherung und in Verfeinerung der Architektonik des Protoplasmaleibes. Ist doch die Fähigkeit der Kontraktilität an das lebende Protoplasma gebunden. Wir sehen bekanntlich beim Hühnchen bereits

nach 5 tägiger Bebrütung die höchst interessanten langsamen rythmischen Contractionen des Ammionsackes auftreten, welche lediglich dank der dem Zellprotoplasma immanenten Kraft, Bewegungen auszuführen, zu Stande kommen (25). Die Ausbildung von Muskelfibrillen ist lediglich eine Anpassung an höhere mechanische Prinzipien (vergl. auch Ranvier 26).

Die Muskelmesenchymzelle hat daher von ihrem Protoplasmaleib, dessen Inhalt den Zwecken ihres Daseins dient, nichts abzugeben; wir sehen sie daher diesen Protoplasmaleib bei der Durchmusterung verschiedener Entwicklungsstadien, nicht nur konservieren, sondern denselben noch immer ansehnlicher ausgestalten. Welche kolossale Zunahme die Muskelzellen des Uterus unter veränderten Ernährungsverhältnissen während der Gravidität erfahren, ist ja allbekannt.

In anderen Fällen handelt es sich weniger um eine Differenz in der Funktion. Der Mesenchymzelle liegt hierbei nach ihrer anatomischen Situation weder die Produktion von collagenen Fibrillen, noch die Bethätigung kontraktiler Fähigkeiten ob. In diesem Fall bleibt die Mesenchymzelle auf ihrer ursprünglichen Entwickelungsstufe stehen und wir erhalten Zellen, die weder als Bindegewebs- noch als Muskelzellen anzusehen sind.

Ueber den Fundort derartiger Zellen siehe weiter unten.

Der Unterschied zwischen Bindegewebszelle und glatter Muskelzelle ist demnach — nach meiner auf Grund meiner Untersuchungsresultate gewonnenen Anschauung — kein essentieller, sondern nur ein gradueller hinsichtlich der Ausbildung der Zellbestandteile.

Es darf deshalb auch kein Wunder nehmen, wenn wir beispielsweise in der Gegend des Kammerwinkels die glatten Muskelzellen der Chorioidealmuskulatur ohne jede Grenze in die Bindegewebszellen des Lig. pectinatum übergehen sehen.

Da Bindegewebszellen und glatte Muskelzellen in frühen Stadien vollkommen gleich aussehen, ist es, wenn man sich bezüglich der Annahme von glatter Muskulatur an manchen Stellen keinen Irrtümern aussetzen will, sehr wichtig, sich über das betr. Stadium zu orientieren und vor definitiver Urteilsabgabe sich über das Verhalten an späteren Stadien zu informieren. So stellt z. B. Figur 27 die Hornhaut einer 22 mm langen Forelle

dar. Jeder noch so geschulte Anatom erklärt die an der Hinterfläche des dünnen mit Säurefuchsin tingierten Streifens befindliche Zellenhäufung auch nach eingehendster Prüfung ohne Weiteres als glatte Muskulatur. Die Untersuchung der 50 mm langen Forelle zeigt dagegen, dass es sich um weiter nichts Anderes handelte, wie um die Anlage der fibrillären Hornhautgrundsubstanz. — Nur an der Hand des oben geschilderten Entwicklungsmodus dürfte es auch zu verstehen sein, dass wir an so vielen Stellen des Körpers mitten im Bindegewebe zerstreute glatte Muskelzellen antreffen, z. B. in der Adventitia der Venen. Die Annahme, dass auch hier überall aus geschlossenen Epithellagern ausgewanderte Epithelzellen nach Analogie der Sphincterentwicklung das Substrat für die Bildung der vorhandenen Muskelzellen geliefert hatten, würde unser Vorstellungsvermögen entschieden übersteigen. —

Das Verhalten der Gefässe zur Muskulatur der Uvea bei Ratten und Mäusen anlangend, so schien es zunächst, als wenn gegenüber der mächtigen Muskelentwicklung die Ausbildung des Gefässnetzes zurückgetreten sei. Jedenfalls zeigten die Schnitte von Mäuse- (bezw. Ratten) Augen, die stark entbluteten Köpfen angehörten, nur sehr spärliche Gefässdurchschnitte. Auch die ophthalmoskopische Untersuchung schien zunächst für ein derartiges Verhalten zu sprechen. Dieselbe wurde an drei alten, weissen Ratten und verschiedenen weissen Mäusen vorgenommen und zeigte sich hier folgender Befund.

Die Netzhaut wird von zahlreichen Gefässen versorgt, die der bereits im Sehnervenstamm in ihre Aeste geteilten Zentralarterie entstammen; dieselben verlaufen annähernd radiär von der Papille ausstrahlend und zeigen nichts Besonderes.

Nur bei einer Maus gelang es auf und in unmittelbarer Nähe der Papille markhaltige Nervenfasern nachzuweisen. Die hinter den Netzhautgefässen gelegene Gefässschicht entstammt nun im wesentlichen zwei starken Gefässen, die im horizontalen Meridian neben der Papille sichtbar werden. Gefässe von derartigem Verlauf sind wir nun gewohnt, als den Art. ciliares longae des Menschen homologe Bildungen anzusehen und dieselben in die innersten Scleralschichten, bezw. an die Grenze zwischen Uvea und Sklera zu verlegen. Es schien also auch die ophthalmoskopische Untersuchung dafür zu sprechen, dass der

hierbei hinter dem Netzhautgefässsystem wahrgenommene Gefässreichtum im Wesentlichen den nach Aussen von der muskulösen Grundsubstanz der Uvea gelegenen Schichten angehöre. Es wäre dieser Befund, bezw. die auf ihn zu basierende Schlussfolgerung, — das Vorhandensein einer Choriocapillaris vorausgesetzt, — nicht allzu befremdend gewesen, da bei der Dünnheit des Muskellagers sehr wohl die nach Aussen von demselben gelegenen Gefässe, die sonst innerhalb des Uvealstromas gelegenen Gefässe zu vertreten im Stande gewesen wären.

Immerhin erforderte ein derartiges ungewöhnliches Verhalten eine weitere Nachprüfung an Injektionspräparaten. Es gelang eine dem Anschein nach vollständige Injektion der Blutgefässe einer alten weissen Ratte mit warmflüssiger Berliner Blaumasse von der Aorta aus. Die mikroskopische Untersuchung der Injektionspräparate (Meridionalschnitte und Flächenpräparate) ergab nun wider Erwarten einen ausserordentlichen Gefässreichtum und zwar nicht nur den bei der ophthalmoskopischen Untersuchung an der Innenfläche der Sclera wahrgenommenen, sondern auch zwischen den Muskelzelllagen; es liess sich sogar feststellen, dass die bedeutenderen Gefässe der eigentlichen Uvea nicht nach Aussen, sondern einwärts von der Muskelschicht verlaufen, und dass von der letzteren nur spärliche Züge sich zwischen die davor gelegenen Gefässe einschieben. Es ist deshalb, um das Bild nicht zu komplizieren, auf Figur 26 nur die hinter (bezw. nach Aussen von) den Gefässen gelegene Hauptmuskelschicht abgebildet und sieht man die derselben angehörenden Muskelkerne hinter den Gefässen verschwinden, bezw. durch dieselben hindurchschimmern. Das sehr regelmässige angeordnete Netz der Choriocapillaris wird dagegen von dem ihr unmittelbar anliegenden Pigmentepithelblatt der Netzhaut an keiner Stelle durch dazwischen gelagerte glatte Muskelzellen getrennt, wie ich im Einverständnis mit Herrn Geheimrat Sattler-Leipzig erkläre, dem ich meine Präparate vorzulegen die Ehre hatte. Wenigstens sind die nach innen von der Choriocapillaris sichtbaren Kerne nur sehr schwer von den Kernen der Gefässwandungen zu unterscheiden. Die gesammten Gefässe der Rattenuvea sind so fein, so dass es sehr begreiflich ist, dass sich die Mehrzahl derselben, wie es auch sonst der Fall ist, dem Nachweis durch die opthalmoskopische Untersuchung entzogen hat. — Ausser der Chorio-

capillaris können wir in der Aderhaut der Ratte zwei in verschiedenen Schichten angeordnete Gefässnetze mit Gefässen von verschiedenem Kaliber, die gröberen in der äusseren, die feineren in der inneren Schicht unterscheiden.

Bezüglich der genaueren Maasse sei auf meine Angaben in dem Nachtrag zu meiner Mitteilung in der Zeitschrift für Augenheilkunde von Kuhnt und von v. Michel verwiesen.

Die kontinuierliche, in den Ciliarmuskel sich unmittelbar fortsetzende Hauptmuskelschicht befindet sich also, wie ich nochmals hervorheben möchte, an der Aussenseite der Schicht der gröberen Gefässe. —

In welchem Umfange sich nun aus dem die sekundäre Augenblase unmittelbar umgebenden Mesenchymgewebe Accommodationszwecken dienende Muskulatur entwickelt, ist bei den verschiedenen Tierklassen ausserordentlich verschieden.

Bei der Forelle treffen wir in frühen Stadien (10—22 mm Länge) der Aussenfläche der sekundären Augenblase aufliegend genau denselben Mesenchymstrang, wie er bei der Maus (Embryo etc.) beschrieben ist. Nur handelt es sich dabei um etwa zwei bis drei Zellagen. Derselbe setzt sich in den oben beschriebenen, der Hinterfläche des bereits fertigen Teiles der Hornhaut anliegenden Zellkomplex fort (Fig. 27). Die Untersuchung der 50 mm langen Forelle ergiebt, dass dieser Zellstrang sich vollständig in lockeres Bindegewebe von der Beschaffenheit des sonst in der Gegend des Liq. pectinatum zu findenden verwandelt hat. Ebenso, wie bereits bemerkt, die beschriebene Zellmasse an der Hornhaut in fibrilläres Bindegewebe. Die Fische entbehren also des Ciliarmuskels, der ja auch nach Lage, Form und Befestigung der fast kugligen Linse einen Einfluss auf eine accommodative Veränderung der Linsenkrümmung nicht würde ausüben können. Die Accommodation des Fischauges wird vielmehr, wie dies von Th. Beer (27) eingehend dargethan ist, durch den Retractor lentis bewirkt. Gerade das Fehlen des Ciliarmuskels bei Fischen, obwohl dieselbe Grundanlage aus der sonst bei den übrigen Wirbeltierklassen der Ciliarmuskel hervorgeht, hier ebenfalls vorhanden ist, liefert den schlagendsten Beweis für die Richtigkeit obiger Ausführungen, dass für das Schicksal, bezw. die definitive Gestaltung der embryonalen

Mesenchymzelle in dem Sinne, dass sie sich entweder unter Aminotrophie (ἄμεινον = Comparativ von ἀγαθός) direkt in eine glatte Muskelzelle, oder in eine der mannigfachen Formen der Bindegewebszelle umwandelt, die an dieselbe herantretenden Anforderungen in funktioneller Beziehung ausschlaggebend sind. Bei Fischen wäre ein Ciliarmuskel überflüssig, andererseits liegt aber für eine Befestigung, bezw. Verbindung des Scleralknorpels mit den die Ernährung der hinteren Netzhautschichten bewirkenden hinteren Ciliargefässen zweifellos ein Bedürfnis vor: mit naturgesetzmässiger Consequenz liefert das die sekundäre Augenblase umgebende Mesenchymgewebe ausschliesslich Bindegewebe.

Bei Fröschen finde ich mit H. Virchow und Th. Beer (27) im Gegensatz zu Lauber einen sehr deutlichen Ciliarmuskel, vergl. Figur 28. Die letzteren Ausläufer desselben sind bis in die Gegend des Aequators zu verfolgen. Ueber die Accommodation des Amphibienauges, welche nicht durch Veränderung der Krümmungsradien, sondern durch Vorrücken der Linse bewirkt sind, siehe Th. Beer (27).

Ueber das Verhalten bei Reptilien fehlt es mir an eigenen Beobachtungen.

Bei Vögeln finden wir wieder eine sehr interessante Bestätigung des oben mehrfach in Bezug auf die Accommodationsmuskulatur entwickelten genetischen Principes. Dieselben bedürfen bekanntlich bei der Schnelligkeit ihrer Bewegungen eines ausserordentlich rasch und energisch wirkenden Accommodationsapparates, wie das ja bereits von Leuckart (28) sehr eingehend beleuchtet ist.

Hier sehen wir nun, dass nicht nur die Ciliarmuskulatur an sich sehr mächtig entwickelt ist, sondern dass sich dieselbe sogar in die Hornhaut in Gestalt des Krampton'schen Muskels hineinerstreckt (g. Fig. 30). Hier hat also das für Hornhaut, Iris, Sclera und Uvea inkl. der Muskulatur der letzteren ursprünglich vollständig gleichartig angelegte Mesenchymstratum beim Abschluss der Entwicklung im Verhältnis zu den übrigen Wirbeltierklassen ein Minus an fibrillärem Bindegewebe und ein Plus an Muskelgewebe zu Gunsten der Ciliarmuskulatur, die sich weit nach vorn in die Hornhaut erstreckt, geliefert.

Wenn auch die Wirkungsweise des sog. Krampton'schen Muskels noch unbekannt, über dieselben vielmehr noch Ermitt-

lungen anzustellen sind — wobei nach meinem Dafürhalten die eigenartige Form des sog. Verbindungsteiles — sehr zu berücksichtigen sein wird, so dürfte doch wohl auf Grund des in der Natur im Grossen und Ganzen wohl überall streng durchgeführten Causalitätsprinzipes, sowie mit Rücksicht darauf, dass dieser Muskel sich gerade bei denjenigen Lebewesen vorfindet, die einer überaus kräftigen Accommodationsmuskulatur auch thatsächlich bedürfen, kaum anzunehmen sein, dass derselbe eine Luxusbildung darstellt.

Dass beim 20tägigen Hühnerembryo in der Gegend des definitiven Ciliarmuskels bereits deutlich erkennbare Züge von glatter Muskulatur zu finden sind, ist bei der Beschreibung desselben schon erwähnt (s. S. 540 und Figur 29). Da dieser Complex glatter Muskulatur ganz demjenigen entspricht, den wir bei anderen Tieren in dieser Gegend aus dem Mesenchymgewebe hervorgegangen finden, so ist, zumal da eine andere Quelle für die Bildung der hier vorhandenen glatten Muskelzellen nicht nachzuweisen ist, auch hier anzunehmen, dass das Mesenchymgewebe das Larvenstadium der glatten Muskulatur dargestellt hat.

Die spätere Querstreifung des definitiven Ciliarmuskels ist lediglich eine accidentelle Folge der Durchführung eines in der Notwendigkeit einer rascheren Aktionsfähigkeit begründeten Formationsprinzips, die in der besonderen Anordnung der Elemente des Zellprotoplasmas zum Ausdruck kommt; ebenso wie sich aus den Epithelzellen der Sphincteranlage sowohl glatte, wie quergestreifte Muskulatur entwickelt.

Der Entwicklungsmodus des Ciliarmuskels der Vögel liefert also den Beweis für die Möglichkeit der Entstehung von quergestreifter Muskulatur aus dem Mesenchymgewebe.

Bei der Wichtigkeit, welche der verschiedenen Ausdehnung der Ciliarmuskulatur nach dem Fundus oculi zu in anatomischer physiologischer, wie auch nicht zum mindesten in pathologischer Beziehung entschieden zukommt, hat Verfasser davon Abstand genommen, von Säugetieraugen ausser denen von Maus und Ratte auch noch diejenigen der für gewöhnlich zur Verfügung stehenden Laboratoriumstiere daraufhin zu untersuchen. Eine würdige und aussichtsreiche Bearbeitung des Themas kann nur an der Hand eines umfassenden Materials von Säugetieraugen in Angriff genommen werden.

Sowohl dieses, wie die zur Untersuchung erforderliche Zeit standen Verfasser bisher nicht zur Verfügung. Auch dürfte es den Rahmen dieser Arbeit überschreiten, auf die Frage ob, in welcher Weise und in welchem Grade die Action des Ciliarmuskels beeinflusst wird, wenn derselbe nur das Endstück einer den ganzen hinteren Augapfelabschnitt bis zur Hornhautbasis umfassenden und an der letzteren inserierenden Muskelkapsel darstellt, hier an dieser Stelle näher einzugehen.

Beim Menschen sind die ersten Anfänge des Ciliarmuskels bereits beim 12 mm langen Embryo zu konstatieren. Die Anlage desselben macht sich nur durch eine etwas stärkere Anhäufung von Mesenchymzellen in der Gegend der Ciliarfalte kenntlich, etwa wie bei der zwei Tage alten Maus. Im Uebrigen unterscheiden sich die in dieser Anlage befindlichen Mesenchymzellen in Nichts von den umgebenden Zellen des Iristroma des Lig. pectinatum und des Chorioidealstroma. Scleralwärts ist jedoch bereits in diesem Stadium eine Abgrenzung zu Stande gekommen, insofern, als im Gebiete der letzteren die ersten Anfänge der Bildung von collagenen Fibrillen unverkennbar sind. — An einigen Stellen kann man erkennen, dass dieselben zwischen den Zellen liegen. Nun führt aber die Paraffineinbettung Schrumpfungen des Gewebes und damit Distractionen des letzteren herbei. Es ist deshalb nach meinen Präparaten nicht möglich, zu entscheiden, ob die Fibrillen innerhalb eines zwischen den Zellen vorhandenen freien Raumes abgeschieden sind, oder ob die Fibrillen dem Zellprotoplasma unmittelbar aufliegen und sie von dem letzteren auf dem Präparat nur deshalb getrennt erscheinen, weil infolge von Schrumpfungsvorgängen zwischen den Zellen freie Lücken entstanden sind, wobei die Fibrillen sich vom Zellleib abgelöst haben. Jedenfalls ist in diesem Stadium eine intercelluläre Grundsubstanz nicht zu erkennen. — Entsprechend der beginnenden Umwandlung des scleralen Mesenchymgewebes in fibrilläres Bindegewebe zeigen die Kerne bereits spitzere Formen, auch sind dieselben schon deutlich dunkler und schlanker, während die nach einwärts von der Sclera gelegenen Mesenchymkerne, die voluminöser sind, deutlich abgerundeteEnden besitzen und das helle Aussehen der Epithelzellenkerne zeigen. Die Abrundung der Ecken bedeutet ja auch weiter nichts anderes, als dass ein ursprünglich kugelrunder Kern von gleicher Art, wie der Kern

der Epithelzelle durch Kompression seitens des Zellleibes in bestimmter Richtung zu einem Rotationsellipsoid mit relativ langer Längsaxe geworden ist.

Bei dem 16,5 cm langen Embryo tritt die Differenzierung des Scleralgewebes durch Breiterwerden der collagenen Einlagerungen zwischen den Zellen noch stärker hervor. Im Gebiet des Choriodealstromas grenzt sich der Ciliarmuskel dadurch schärfer ab, dass die dünnen Mesenchymzellenzüge desselben eine straffere Anordnung zeigen. Es ist das besonders in der Gegend der vorderen Insertion an der Hornhautbasis im Kammerwinkel der Fall, während nach hinten zu diese Zellzüge sich im Mesenchymgewebe verlieren.

Schon hier sind Blutgefässe innerhalb des Ciliarmuskels, wie im Rest des Chorioidealstroma, und damit das Vorhandensein collagener Fibrillen anzutreffen.

Die Entwicklung beim 18 cm langen Embryo zeigt wenig Fortschritte. Die Gefässe im Chorioidealstroma sind in mehr diffuser Weise verteilt.

Dagegen treffen wir bereits bei dem Fötus von 24 cm Länge die typische Anordnung der Gefässe, wie sie von Sattler (29) beschrieben ist.

Das Eindringen zahlreicher Gefässe in das Chorioidealstroma hat nun eine sehr merkwürdige und interessante Consequenz. Dasselbe führt nämlich eine starke Auflockerung des ursprünglich straff lamellär angeordneten Mesenchymgewebes herbei. Die Folge ist nun die — und es liefert diese Thatsache eine treffliche Illustration dafür, dass die Form der Zellen im Wesentlichen von mechanischen Faktoren abhängt — dass die spindelförmigen Zellen, die in den Lücken zwischen den grossen Gefässen des Stromas liegen, wieder sternförmig, ihre Kerne kugelrund, bezw. ovaloid werden.

Es war Verfasser auffallend, dass sich mit einem Male zwischen den langen Zellen mit stäbchenförmigen Kernen so viele Zellen mit runden, hellen Kernen vorfanden, die vorher absolut gefehlt hatten.

Dieselben als die Bindegewebskerne der Gefässwandungen anzusprechen, lag bei dem in diesem Stadium gänzlich verschiedenen Aussehen der letzteren keine Veranlassung vor. Eine weitere eingehende Untersuchung ergab nun, dass diese Zellen mit den runden, hellen, epitheloiden Kernen ausschliesslich zwischen, bezw. in den Lücken zwischen den grösseren Gefässen gelegen waren, daselbst das nunmehr in Folge der Auflockerung eine reticuläre Anordnung zeigende Mesenchymstroma bildend. Aus diesen sternförmigen Mesenchymzellen mit runden Kernen gehen, wie ohne weiteres einleuchtet, die verästelten Pigmentzellen des Chorioidealstromas hervor. Dieselben Veränderungen (Auflockerung durch Eindringen der Gefässe, Umwandlungen der Zellform) treffen wir um diese Zeit im Irisstroma (cfr. oben).

Den Ciliarmuskel sehen wir nun auf diesem und den folgenden Stadien etwa in der Gegend des hinteren Linsenpols, sich schneidenartig zuschärfend, an der Aussenseite der Schicht der grossen Gefässe aufhören (Fig. 31). Es ordnet sich also beim Menschen nur ein Teil der hierfür zur Verfügung stehenden Mesenchymzellen zu der geschlossenen Muskelmasse des Ciliarmuskels an. Der Rest des Chorioidealstromas besteht beim Menschen:

1. Aus fibrillärem Bindegewebe, die Gefässwandungen bildend. Ob dasselbe mit den Gefässen von der Innenfläche der Sclera her mit eingewandert ist, oder sich an Ort und Stelle aus dem bereits vor der Einwanderung vorhandenen Zellmaterial bildet, möchte ich dahingestellt sein lassen. Bei der Entwicklung der definitiven Netzhautgefässe bei der Maus haben wir gesehen, dass vom Sehnervenstamm her Mesenchymzellen hinter die Hyaloidea, zwischen diese und und die Nervenfaserschicht vorrücken dass sie sich, hier angelangt, sehr lebhaft vermehren und Gefässe bilden. Ob derselbe, oder ein ähnlicher Entwicklungsmodus auch für die Entwicklung der Aderhautgefässe gilt, möchte ich mir nicht erlauben zu entscheiden.

2. Aus den verästelten Pigmentzellen, deren Bildungsweise oben beschrieben ist.

3. Aus schichten-, bezw. blätterbildenden Mesenchymzellen wie wir sie aus der allgemeinen Histologie besonders aus Ranviers (26) Darstellung, aus der Anatomie der Chorioidea

von den Forschungsergebnissen Sattler's (29) her kennen. Dieselben bilden besonders die Wandungen des Perichorioidealraumes, der ausserdem noch mit einem ebenfalls vom Mesenchym des embryonalen Chorioidealstromas abstammenden Endothelbelag versehen ist.

Die Mesenchymzellen behalten bei der Bildung dieser aus grossen Platten bestehenden Wandungen entweder die stäbchenförmige Kernform im Querschnitt bei, oder modifizieren dieselbe in eine mehr ovaloide Form. Der Zellleib dagegen wird zu mächtigen flachen Platten ausgewalzt, die sich auf Querschnitten als lange fadenförmige, von den Polen der Kerne ausgehende Fortsätze präsentieren (vergl. Fig. 31 bei e); wir treffen diese Plattenzellen bereits bei 18 cm langen Embryonen. Die Entstehung ausgedehnter, plattenartiger Gewebsschichten im Aderhautstroma wird offenbar begünstigt durch die embryonale lamelläre Formation des Mesenchymgewebes. In sehr charakteristischer Weise treffen wir deshalb dieselben da, wo diese lamelläre Formation erhalten geblieben ist (cfr. oben), d. h. **ausserhalb** der Gefässschichten, innen die Sattler'sche Endothelmembran, aussen die blattartigen Scheiden des Perichorioidealraumes.

4. Nach innen von den Plattenzellen und nach Aussen von der Schicht der grossen Gefässe finden wir nun noch Mesenchymzellen bei denen die Umwandlung in die oben genannten flachen Zellen zweifellos nicht stattgefunden hat. Dieselben haben einen spindelförmigen, relativ kurzen Zellleib und einen hellen stäbchenförmigen Kern. Sie für Bindegewebszellen zu erklären, fehlt jede Ursache; Abscheidungen collagener Fibrillen in oder zwischen ihnen fehlen dauernd. Für die Annahme, dass es die gewöhnlichen Pigmentzellen seien, fehlt ihnen die typische, verästelte Form und der runde Kern derselben. Die Aufnahme von Pigment ist damit übrigens nicht ausgeschlossen. Dieselben Zellen der Muskelzellen gleichzustellen, ist auch nicht völlig angängig, da weder Kern noch Zellleib die voluminösen Dimensionen der Muskelzellen angenommen haben.

Fassen wir alle diese Merkmale zusammen, so handelt es sich bei diesen Zellen um die elementare, hier erhalten gebliebene Unform der in dieser Gegend im embryonalen Zustand

vorhandenen Mesenchymzelle. Die Umwandlung in eine Muskelzelle unterblieb, weil im Gegensatz zu dem Verhalten bei Maus und Ratte die entsprechenden funktionellen Anforderungen fehlten. Die Umwandlung in die Formen der verästelten Pigmentzelle hat sich nicht vollzogen, weil das nach aussen von der Schicht der grossen Gefässe vorhandene Mesenchymgewebe die Auflockerung durch die Dazwischenlagerung der grossen Gefässe, wie sie das Zwischengewebe der letzteren erfahren hat, nicht mitgemacht, sondern dieselbe lamelläre Anordnung beibehalten hat. Es handelt sich als bei diesen Zellen um die ursprüngliche indifferente Mesenchymzelle, die beim Erwachsenen eine Mittelstufe zwischen der glatten Muskelzelle und der sternförmig verzweigten Pigmentzelle darstellt (Fig. 31 bei f).

Da diesen Zellen im Gegensatz zu den bei Maus und Ratte in derselben Gegend befindlichen Mesenchymzellen infolge mangelnden funktionellen Bedürfnisses die Fähigkeit sich zur Muskelzelle zu entwickeln, versagt geblieben ist, habe ich dieselben schon in meiner ersten Mitteilung als „rudimentäre Muskelzellen“ bezeichnet.

Nachdem wir so im Vorstehenden die Entwicklung der Musc. ciliaris beim Menschen von seinen Uranfängen bis zu seiner vollendeten Ausbildung verfolgt, ferner uns über jede neben demselben im Chorioidealstroma vorhandene Zelle und ihre entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zu der Ciliarmuskulatur Rechenschaft abgelegt haben, kommen wir zu der Schlussfolgerung, dass aus eben demselben Zellmaterial, welches bei den oben angeführten Vertretern der einzelnen Wirbeltierklassen den Ciliarmuskel geliefert hat, auch bei dem Menschen der Accommodationsmuskel hervorgegangen ist.

Aus dem Umstande, dass ausser der glatten Muskulatur auch noch eine ganze Anzahl Zellen von nach Form und Funktion verschiedenstem Charakter geschaffen ist, lernen wir auch hier die vielseitige Differenzierungsfähigkeit des Mesenchymgewebes im Aderhautstroma erkennen.

Es ist deshalb auch nicht weiter verwunderlich, dass sich bei einer Variation der Entwicklungsbedingungen auch das Verhältnis der einzelnen Formelelemente zu einander quantitativ wie qualitativ verändert.

So sehen wir bei den Fischen aus der allen Wirbeltierklassen gemeinschaftlichen Uranlage, die die ganze secundäre Augenblase umfasst und sich nach vorn in Iris- und Hornhautstroma fortsetzt, ausschliesslich Bindegewebe entstehen.

Bei den Amphibien ist der Muskel so dürftig entwickelt, dass andere Untersucher ihn übersehen haben.

Bei den Vögeln mit ihren hohen Ansprüchen an accommodative Energie war die Beobachtung zu machen, dass aus dem embryonalen Mesenchymgewebe sogar innerhalb des Hornhautparenchyms sich Muskelzellen entwickeln, an denen als Kennzeichen der Erhöhung der Contractionsgeschwindigkeit überall eine deutliche Querstreifung sichtbar ist.

Bei gewissen Säugetieren (Maus und Ratte) konnte festgestellt werden, dass im Bereich der Aderhaut sogar das ganze Mesenchymgewebe die Beschaffenheit einer muskulösen Kapsel angenommen hat.

Bei dem Menschen sind wir dagegen wieder einem Rückschritt in der Entwicklung der Accommodationsmuskulatur begegnet. Dieselbe hat in der Richtung nach vorne (im Verhältnis zu den Vögeln), wie nach hinten zu (im Verhältnis zu Mäusen und Ratten) eine Einschränkung erfahren.

Wir sehen somit als einheitliche Erscheinung bei der Entwicklung des Musc. ciliaris bei allen Klassen des Metazoenreiches, dass in dem Maasse, in dem die Zahl der Muskelelemente zu- oder abnimmt, die neben demselben vorhandenen, ebenfalls aus dem Mesenchym hervorgegangenen Elemente eine Verminderung oder Vermehrung erfahren.

Es besteht also zwischen den Muskelzellen und den übrigen Zellen des Aderhautstromas, mathematisch ausgedrückt, ein reciprokes Verhältnis; beide Quotienten ergeben — wenn wir die durch das Wachstum bedingte Vermehrung der Zellen ausser Acht lassen — immer wieder die der Zahl der ursprünglichen Mesenchymelemente gleichkommende Einheit.

Schon hieraus ergiebt sich die Notwendigkeit der Gleichartigkeit des Ursprungsmaterials.

Zu der allgemein medizinisch wichtigen Frage, welcher Wert der Mesenchymzelle, abgeschätzt nach ihrer Fähigkeit, als Gewebsbildnerin aufzutreten, im allgemeinen zuerkannt werden muss, lässt sich an der Hand der bei der Ermittelung der Ent-

wicklungsverhältnisse der Binnenmuskulatur des Auges gemachten Beobachtungen Folgendes bemerken:

1. Die Mesenchymzelle liefert glatte Muskulatur von derselben Beschaffenheit, wie die Epithelzelle.
2. Die Mesenchymzelle produziert quergestreifte Muskulatur, genau wie die Epithelzelle.
3. Aus der Mesenchymzelle gehen Pigmentzellen hervor, genau von derselben Art, wie sie die Epithelzelle bildet (Pigmentzellen des Stromas der Iris und der Aderhaut der Forellen).
4. Das Mesenchymgewebe liefert epithelartigen Belag: epitheloider Ueberzug der Membrana Descemeti; dieser Belag verhält sich genau wie ein epithelialer, was sich u. A. auch darin zeigt, dass derselbe glashäutige Substanz abscheidet, genau in derselben Weise wie das Linsenepithel. Wir wissen, seit Wagenmann und E. v. Hippel, dass nach der Regeneration von zerstörtem Epithel der M. Descemeti, oder bei Wucherung desselben neue, von der alten sich deutlich absetzende glashäutige Substanz abgesondert wird, genau ebenso, wie vom Linsenepithel bei der Heilung einer Kapselwunde oder bei einem Kapselstaar. Wenn bei der chemischen Analyse der Membrana Descemeti Hornhautleim gefunden wird, so beruht dieser Befund darauf, dass mit derselben Fetzen der fibrillären Hornhautgrundsubstanz abgerissen sind (v. Michel u. Wagner). —

   Hierzu kommt, dass auch mikroskopische Differenzen zwischen Epithelzellen und Mesenchymzellen nicht festzustellen sind. Beide haben denselben hellen, bläschenförmigen Kern; die Veränderungen der Form desselben beobachten wir eben so gut bei der Epithelzelle, wie bei der Mesenchymzelle, und sei in dieser Beziehung an die Veränderung der Retinalzellen an der Uebergangsstelle von der Ora serrata zur Ciliarfalte erinnert; die Verschiedenheiten in der Form des Zellleibes werden nur durch die verschiedene Art der Anordnung der Zelle bedingt. Da, wo die Mesenchymzellen eine geschlossene Membran bilden (Bekleidung der Membrana

Descemeti, endotheliale Auskleidung der Gefässwandungen), finden wir auch bei ihnen das Eckenhafte, die Abplattung der Formen des Zellleibes.

Fassen wir alle diese Momente zusammen, so dürfte es fraglich erscheinen, ob man für die Zeit der Entwicklung einen tiefgreifenden Unterschied zwischen Mesenchymzellen und Epithelzellen zu konstruieren, bezw. die ersteren zu einem Bildungsmaterial zweiter Ordnung zu degradieren berechtigt ist.

Wenn sich späterhin zwischen beiden Elementen Differenzen herausbilden, derart, dass z. B. die Mesenchymzelle niemals die Decke von Oberflächen, die mit der Aussenwelt in Beziehung stehen, zu bilden im Stande ist, so dass eine Continuitätstrennung in der ersteren niemals durch die Endothelmembran verschlossen werden kann, oder dahingehend, dass Mesenchymzellen bei höher organisierten Lebewesen niemals als Secretionsorgane funktionieren können, so sind diese Unterschiede lediglich darauf zurückzuführen, dass die Mesenchymzellen zu der Gefässbildung in Beziehung treten, bezw. selbst zu Trägern des Ernährungsmaterials werden, während die Epithelzellen sich auf die Rolle der Nährstoffempfänger und auf die Verarbeitung der zugeführten Stoffe beschränken.[1]) —

Die im postembryonalen Leben zwischen Mesenchymzelle und Epithelzelle vorhandenen Differenzen sind demnach lediglich als Konsequenz der Durchführung des Prinzipes der Arbeitsteilung aufzufassen.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit sind in folgende Sätze zusammenzufassen:

1. der ursprünglich gradlinig verlaufende Sehnerv erfährt bei Mäusen und Ratten eine S-förmige Krümmung in dorsoventraler Richtung infolge einer Verlagerung der knorpligen Gehirnkapselteile in der Umgebung der Spitze der Orbitalpyramide, bedingt durch die Zu-

[1]) Dagegen kann die Produktion von Stützsubstanz nicht — wie es noch häufig geschieht — als unterscheidendes Merkmal angeführt werden (Produktion von Schmelzsubstanz, des Stützgerüstes des Nervensystems, der Müller'schen Stützfassern der Netzhaut, von sog. Cuticularbildungen (Linsenkapsel), von Bändern (Aufhängeband der Linse), etc. seitens des Epithelialgewebes).

nahme des Hemisphärenwachstums. Diese Verlagerung hat zur Folge, dass die Strecke zwischen knorpliger Anlage des Foramen opticum und hinterer Augapfelwand verkürzt wird.

2. Auf der Innenfläche der Netzhaut sind bei Mäusen und Ratten zu verschiedenen Zeiten zwei verschiedene Gefässsysteme zu unterscheiden. Das im Embryonalzustande der Nervenfaserschicht aufliegende Gefässnetz ist bei der neugeborenen Maus glaskörperwärts gewandert und wird von der Nervenfaserschicht durch die Hyaloidea getrennt. Nach ausen von der letzteren sind bei der einen Tag alten Maus der Nervenfaserschicht aufgelagerte Mesenchymzellen wahrzunehmen, die von dem um die Centralarterie gelegenen Mesenchymstrang aus um diese Zeit hinter die Hyaloiden vorrücken, und noch nicht bis zur Ora serrata gelangt sind. Aus diesen postfötal eingedrungenen präretinalen Mesenchymzellen entwickelt sich bei der fünf Tage alten Maus das definitive, bleibende Netzhautgefässsystem.
3. Die Hyaloidea steht mit den Netzhautschichten durch sehr feine, die Nervenfaserschicht annähernd senkrecht durchsetzende, bis über die Ganglienzellenschicht zu verfolgende und sich vielfach gabelnde Fasern in Verbindung.
4. Die Anlage der Harder'schen Drüse ist bei der einen Tag alten Maus wahrzunehmen; ebenso die Anlage der Nickhautfalte.
5. Die Sphincteranlage ist beim Mäuseembryo noch nicht vorhanden; dieselbe wird bei der einen Tag alten Maus sichtbar und sind hierbei nach dem Verhalten zum Ringspalt zwei Typen zu unterscheiden; bei der vier Tage alten Ratte sind deutliche glatte

Muskelfasern in der homogenen Sphincteranlage zu erkennen. Vor der Umwandlung in Muskelzellen sind an den Epithelzellen eigenartige Kernveränderungen zu bemerken.

Bei Fischen fehlt jede Andeutung einer Sphincteranlage. Die im Irisstroma vorhandenen grossen Pigmentzellen sind Abkömmlinge des Mesenchyms.

Bei den untersuchten Amphibien ist eine Sphincteranlage, jedoch nur auf einer beschränkten Anzahl von Schnitten deutlich nachzuweisen. Bei Fröschen sind innerhalb der Sphincteranlage Mitosen zu erkennen.

Auch bei Vögeln (Hühnern) entwickelt sich der Sphincter aus einer Wucherung des Epithels an der Umschlagstelle der beiden Retinalblätter. Die Sphincterbündel werden frühzeitig durch Mesenchymgewebe getrennt.

Beim Kaninchen fehlen innerhalb des Sphincters trennende Mesenchymzüge. Am ciliaren Rande des letzteren vollzieht sich eine Verflechtung mit den Fortsätzen der Dilatatorzellen. Beim ausgewachsenen Kaninchen finden sich an der Hinterfläche des Sphincters, zwischen diesem und dem Dilatator, Mesenchymeinlagerungen.

Bei **menschlichen Embryonen** von 12 cm Länge sind die ersten Andeutungen einer Sphincteranlage schon deutlich zu erkennen. Dieselbe erfolgt nach dem ersten (bei den Mäusen beschriebenen) Typus. Bei 16 cm langen Embryonen haben die Zellen der Sphincteranlage, die deutlich mit dem äusseren Blatt der Pars iridica zusammenhängt, bereits eine spindlige Form angenommen; 24 cm lange Embryonen lassen eine Gliederung des Sphincters in mehrere, durch Mesenchymgewebe abgetrennte Bündel erkennen.

Bei acht bis neun Monate alten Föten haben sich die Beziehungen zum Dilatator herausgebildet. Radiär gerichtete Transmissionsbündel sind ante partum noch nicht zu erkennen.

6. Der Dilatator ist bei dem 14 Tage alten Kaninchen vollständig ausgebildet. Derselbe besteht aus einer zelligen Schicht, deren Elemente mit den Zellen des äusseren Blattes der Pars iridica retinae identisch sind, und einer der ersteren vorgelagerten Schicht, die von den Zell-Fortsätzen der ersteren gebildet wird. Nach der Zahl der Fortsätze sind bipolare und unipolare Dilatatorzellen zu unterscheiden.

Die Fortsätze der unipolaren Zellen sind im Bereich des Sphincter pupillarwärts, am Ciliarrande vorzugsweise ciliarwärts gerichtet. Am Pupillarrande schieben sich die Fortsätze zwischen die Zellen des inneren Blattes der Pars iridica und den Sphincter.

Die von den Fortsätzen der Dilatatorzellen gebildete Schicht ist von der darüber befindlichen Schicht, in der sich ebenfalls spindelförmige Zellen mit stäbchenförmigen Kernen befinden, durch ihre Pigmentierung zu unterscheiden.

Im Bereich des Sphincters verliert sich die Bruch'sche Membran vom ciliarwärts gelegenen Rande des letzteren her, indem die Fortsätze der Dilatatorzellen sich nicht mehr zusammenlagern, sondern schräg nach vorne ziehen, um an dem die Sphincterbündel trennenden Mesenchymgewebe zu inserieren.

Eine freie Endigung des Dilatator im Stromas der Iriswurzel ist nur ausnahmsweise zu konstatieren. Beim Affen (Macacus nemestrinus) entsenden die Pigmentzellen

des Irisstromas, breite glattrandige Fortsätze zwischen die Dilatatorzellen.

7. Die Entwicklung des Musculus Retractor lentis der Fische erfolgt in der Weise, dass beide Blätter der Retina unter Mitnahme eines aus dem Aderhautstroma stammenden Gefässes, einen kolbigen, dorsalwärts gerichteten Fortsatz in den Glaskörperraum treiben, bezw. dadurch, dass die beiden Blätter der Retina durch einen gefässhaltigen Mesenchymstrang kolbig in das Glaskörperinnere vorgetrieben werden. Das innere Blatt verdünnt sich allmählich zu einem einschichtigen epithelialen, später pigmentierten Ueberzug des Kolbens; die Zellen des äusseren (Pigment-) Blattes wuchern innerhalb des Kolbens und werden pigmentfrei. Der Kolben treibt zwei Fortsätze, einen nach oben und einen nach hinten gerichteten; der nach oben gekehrte zieht sich zu einem langen kolbigen, schlankhalsigen Gebilde aus, in welchem die den Kern desselben bildenden, aus dem Pigmentblatt hervorgegangenen Zellen zu glatten Muskelzellen werden. Der hintere Fortsatz tritt durch sich daselbst ansetzende Gefässe mit der Sehnervenaustrittsstelle in Verbindung. Die die Campanula mit der Linse verbindenden Fasern sind ebenso, wie die Zonulafasern, cuticulare Bildungen.

8. Der Ciliarmuskel ist eine aus Mesenchymzellen hervorgegangene Bildung. Eine Beteiligung von Epithelzellen ist mit absoluter Sicherheit auszuschliessen.

Die Ciliarmuskulatur ist eine Differenzierung im Bereich des die secundäre Augenblase umgebenden, lamellär angeordneten Mesenchymgewebes.

Dasselbe sondert sich durch Abscheidung von Collagen im Bereich der Sclera in das fibrilläre Bindegewebe der letzteren und in das nach innen gelegene, collagenfreie, (mit Ausnahme der Gefässwandungen) Aderhautstroma. In welchem Umfange nun im Gebiete des letzteren eine weitere Differenzierung in glattes Muskelgewebe auf der einen und in verschiedenartiges Bindegewebe auf der andern Seite erfolgt, ist entsprechend den verschiedenen Anforderungen an accommodative Energie bei den einzelnen Tierklassen verschieden.

Der Uebergang des embryonalen lamellär angeordneten Mesenchymgewebes in glattes Muskelgewebe erfolgt unter Erhaltung der Formen des Zellleibes, wie des Kernes und unter Conservierung der protoplasmatischen Beschaffenheit des Inhaltes des ersteren, wobei Kern und Zellleib eine variable Volumszunahme erfahren (Aminotrophie). Gleichzeitig erfogt eine straffere Anordnung und dichtere Zusammenlagerung in der Richtung des späteren Muskelzuges.

Bei **Fischen** verwandelt sich das ganze Mesenchymstroma der Aderhaut in Bindegewebe von der Beschaffenheit des im Lig. pectinatum zu findenden.

Bei **Fröschen** ist ein deutlicher, vorn am Kammerwinkel ansetzender, nach hinten bis in die Gegend des Aequators reichender Ciliarmuskel nachzuweisen.

Bei **Vögeln**, deren Ciliarmuskelanlage zuerst eine Zusammensetzung aus glatten Muskelzellen zeigt, setzt sich die Muskelbildung noch innerhalb des Hornhautstroma fort.

Bei **Mäusen** und **Ratten** findet sich eine kontinuierliche, das ganze Aderhautstroma durchziehende Muskelhaut.

Beim **Menschen** reicht die Muskel-Anlage nur von der inneren Wand des Plexus venosus bis zur Gegend des hinteren Linsenpols, an der Aussenseite der Schicht der grossen Gefässe endigend. Die Entwicklung ist beim sechs bis sieben Monate alten Embryo abgeschlossen.

9. Im sechsten Embryonalmonat erfährt das lamellär angeordnete Mesenchymgewebe der Uvea durch Entwicklung zahlreicher Gefässe eine Auflockerung; in Folge dessen nimmt das innerhalb der von den grösseren Gefässen gebildeten Schicht gelagerte Mesenchymgewebe reticuläre Formation an, die Zellen desselben werden zu den sternförmigen Pigmentzellen. Nach innen und aussen von den Gefässen — von der Choriocapillaris abgesehen — behält das Gewebe seine lamelläre Anordnung und differiert sich dasselbe in rudimentäre Muskelzellen, Endothelien und blätterbildende Plattenzellen.
10. Aus dem vorwiegend epithelialen Charakter des embryonalen Mesenchymgewebes erklärt sich die Fähigkeit desselben, sich vielfach in der gleichen Weite weiter zu differenzieren, wie das Epithelialgewebe.

Zum Schluss sei es mir auch an dieser Stelle vergönnt, Herrn Geheimrat v. Michel, wie Herrn Geheimrat O. Hertwig für das von Ihnen jederzeit meiner Arbeit in der liebenswürdigsten Weise zugewandte Interesse und die vielfach gegebene, fördersame Anregung, ebenso Herrn Prosektor Krause für die Ueberlassung manches wertvollen Präparates und den unermüdlich geleisteten Beistand nochmals aufrichtig zu danken.

Abgeschlossen Mitte Januar 1902.

Literatur.

1. van Wijhe: Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandlungen d. K. Akad. d. Wissensch. Amsterdam, D. 22.
2. Rabl, Carl: Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, 1892.
3. Reuter: Die Entwicklung der äusseren Augenmuskulatur beim Schwein. Anatomische Hefte von Merkel u. Bonnet, 1898.
4. Nussbaum, M.: Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, 2. Aufl., 1. T., Bd. II.
5. Szili: Die Entwicklung des Musc. Sphincter pupillae beim Menschen. Anatomischer Anzeiger, Oktober 1901.
6. Heerfordt: Studien über den Dilatator pupillae. Anatomische Hefte 1901.
7. Rabl, C.: Theorie des Mesoderms, Morphol. Jahrbuch, Bd. XV., 1889.
8. M. Heidenhain: Anatomischer Anzeiger, 1893.
9. Colucci: Sulla rigenerazione parziale dell occhio nei Tritoni. Zoolog. Jahresbericht cf. 1891, S. 174.
10. Fischel, A.: Ueber die Regeneration der Linse. Anatomische Hefte, Bd. 14. S. 1—256, 1900.
11. Nussbaum: Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch. 2. Aufl., 1. T., Bd. II, S. 37.
12. Lee u. Mayer: Grundzüge der mikrosk. Technik. Berlin 1898, S. 106.
13. Grunert, K.: Der Dilatator pupillae des Menschen. Archiv f. Augenheilkunde, XXXVI, 1898.
14. Nussbaum: Wie 11., S. 30.
15. Ranvier: Technisches Lehrbuch der Histologie.
16. Virchow, H.: Fächer, Zapfen, Leiste etc. im Glaskörperraum von Wirbeltieren. Anatomische Hefte v. Merkel u. Bonnet, 1901.
17. Rabl, C.: Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. Zeitschrift für Wissenschaftl. Zoologie. Bd. 63 u. 65, 1898/99.
18. Stöhr, Ph.: Lehrbuch der Histologie. 1901, S. 81 (Anmerkung).
19. Rabl, C.: Theorie des Mesoderms, 1889, S. 215, 242.
20. Agababow: Untersuchungen über die Natur der Zonula ciliaris. Archiv mikrosk. Anatomie, Bd. 50, 1897.
21. Lauber: Beiträge zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbeltiere. Anatomische Hefte, I. Abt., 17. Bd., Heft 2, 1901.
22. von Michel: Ueber Iris und Iritis. Archiv f. Ophthalmologie, Bd. XXVII, 2., S. 171.
23. Flemming, C.: Archiv für Anatomie und Physiologie (His.). 1898.
24. Hertwig, O.: Ueber die Muskulatur d. Coelenteraten. Sitzungsbericht der Gesellschaft f. Medicin u. Naturwissenschaft. Jena 1879.
25. Hertwig, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 6. Aufl. 1898.
26. Ranvier: Technisches Lehrbuch der Histologie. 1890.
27. Beer, Th.: Die Accomodation des Auges bei Amphibien. Archiv f. die gesamte Physiologie, B. 73, Bonn, S. 529.
28. Leuckart: Organologie des Auges. Graefe-Saemisch, 1. Aufl, Bd. II.

29. Sattler: v. Graefe's Archiv, Bd. 22 II, S. 1—100.
30. Michel u. Wagner: Physiologisch-chemische Untersuchungen des Auges. v. Graefe's Archiv. Bd. 32.
31. Stieda, L.: Max Schultze's Archiv, Bd. III.

Beschreibung der Abbildungen auf Tafel XXVI—XXIX.

Fig. 1a. Mäuseembryo (Maassangaben s. Text) Pikrinsublimatessig; Meridionalschnitt, parallel der Lidspalte. Hartnack Ocul. 2, Obj. 3a. a. knorplige Anlage des Canalis opticus, b. Muse. rectus internus, c. Musc. retractor bulbi, d. Muscul. rectus externus, e. Nerv (Zweig des Ramus ophthalmicus des Trigeminus), f. Membrana pupillaris, g. Nervenfaserschicht der Retina, i. der Nervenfaserschicht aufliegende Capillarschicht, h. Ringspalt, k. Vertiefung des Conjunctivalsackes.

Fig. 1b. Object wie bei 1a. Hartnack Ocular 2, Objectiv 8. Hornhaut. a. Zweischichtiges Hornhautepithel, b. compacte Anhäufung von Mesenchymzellen im Hornhautstroma; Kerne rundlich, bezw. oval.

Fig. 1c. Präparat und Vergrösserung wie bei Fig. 1b. Lamelläre Anordnung des Mesenchymgewebes unmittelbar um die secundäre Augenblase herum. a. Pigmentepithelblatt der sec. Agbl. b. Mesenchymgewebe, Zellen spindelförmig, Kerne stäbchenförmig, c. Choriocapillaris. Im Lumen ein grosses, kernhaltiges Blutkörperchen.

Fig. 1d. Präparat und Vergrösserung wie bei 1b u. 1c. Stelle aus dem Augenhintergrunde nasalwärts von der Papille. a. Capillarschicht, der Nervenfaserschicht aufliegend, b. Nervenfaserschicht. c. gemeinsame Körneranlage, d. spindel- und sternförmige Mesenchymzellen im Glaskörperraum.

Fig. 2. Maus vom ersten Tage: Hermanns Gemisch. Meridionalschnitt senkrecht auf die Lidspalte. Stelle aus dem Fundus oculi nasalwärts von der Papille. Färbung mit Saffranin-Lichtgrün. Zeiss Ocul. 3 homogen. Immers 1/12. a. Indifferente Körneranlage, b. Ganglienzellenschicht, c. Nervenfasernschicht, d. praeretina e Mesenchymzellen = Bildungsmaterial der definitiven Netzhautgefässe, g. Membrana hyaloidea, h. an der Membrana hyaloidea senkrecht auf der Fläche derselben inserirende, aus den inneren Netzhautschichten stammende Fasern, e. Siegelringzellen, f. Capillarschicht, einwärts gewandert und jetzt im Verhältnis zu Fig. 1d bei a von der Nervenfaserschicht durch die Membrana hyaloidea getrennt.

Fig. 3. Maus vom ersten Tage. Hermanns Gemisch; Meridionalschnitt senkrecht zur Lidspalte. Saffranin-Lichtgrün. Leitz Ocul. 3. Obj. 9. a. Von der Art Hyaloidea in den Glaskörper geschleppter Zellpfropf, b. Membrana hyaloidea, c. praehyaloideale Gefässe identisch mit den auf Fig. 2 bei f und auf Fig. 1d bei a abgebildeten Gefässen, d. Eindringen der praeretinalen Zellen von dem die Art. hyaloidea

umgebenden Mesenchymzellstrang aus, hinter die Membrana hyaloidea, e. Nervenfaserschicht Ganglienzellenschicht.

Fig. 4. Maus vom fünften Tage. Hermanns Gemisch. Meridionalschnitt senkrecht auf die Lidspalte. Saffranin-Lichtgrün. Leitz Ocul. 3, Obj. 9. Stelle aus der Aequatorialgegend. a. Praeretinale Gefässe, von den praeretinalen Mesenchymzellen gebildet, das definitive Netzhautgefässsystem liefernd, b. Membrana hyaloidea, c. praehyaloideale Gefässe, identisch mit dem auf Fig. 1d bei a, auf Fig. 2 bei f und Fig. 3 bei c abgebildeten Gefässen, d. Ganglienzellenschicht, e. innere plexiforme Schicht.

Fig. 5. Maus ein Tag. Flemmings Gemisch. Meridionalschnitt senkrecht zur Lidspalte. Zeiss Ocul. 2. Immers 1/12. a. Mesenchymstroma der Iris, b. Sphincteranlage, c. Pigmentblatt der Pars iridica retinae, d. Ringspalt, e. Ciliarfalte.

Fig. 6. Maus zwei Tage. Flemmings Gemisch. Meridionalschnitt. Saffranin-Lichtgrün. Zeiss Ocul. 5. Immers 1/12. a. Sphincteranlage, poikilomorphe Kerne, b. Mesenchymstroma der Iris.

Fig. 7. Maus zwei Tage. Flemmings Gemisch. Meridionalschnitt. Saffranin-Lichtgrün. Hartnack. Ocul. 3, Obj. 5. a. Sphincteranlage, b. Wucherung der Mesenchymzellen in der Gegend der Ciliarfalte, c. Anlage der Membrana Descemeti und des Endothels derselben, d. hohe, cylindrische Zellen, aus der allgemeinen Körneranlage hervorgehend, an der Uebergangsstelle von der Ora serrata zur Ciliarfalte, e. Ciliargefäss.

Fig. 8 Ratte vier Tage. Hermanns Gemisch. Iris; Flachschnitt. a. Glatte Muskelzellen des Sphincter, concentrisch zum Pupillarrand gelagert. Zeiss Ocul. 2. Immers. 1/12.

Fig. 9. Forelle, 22 mm lang. Carnoys Gemisch. Meridionalschnitt durch die Iris. Eisenhaematoxylin (Benda)- van Gieson. Leitz Oc. 3, a. Umschlagsstelle der beiden Retinalblätter am Pupillarrand, b. grosse protoplasmareiche, pigmentirte Mesenchymzellen des Irisstroma, c. pigmentfreie Mesenchymzellen.

Fig. 10. Froschlurch, 30 mm. Hermanns Gemisch. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin (Benda). Leitz Oc. 3, Immers. 1/12. a. Mesenchymstroma der Iris. b. äusseres Blatt der pars iridica retinae, Sphincteranlage des inneren Blattes der pars iridica, e. Mitose in der Sphincteranlage, f. Mitose im inneren Blatt, g. Ringspalt.

Fig. 11. Triton cristat, 24 mm lang. Carnoy. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin (Benda). Zeiss Oc. 3. Immers. 1/12. a. Mesenchymstroma, b. Sphincteranlage, c. äusseres, d. inneres Retinalblatt.

Fig. 12. Salamandra macul, 25 mm lang. Pikrinsublimatessig. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin. Leitz Oc. 3. Immers. 1/12. a. Mesenchymstroma, b. Sphincteranlage. e. äusseres, d. inneres Retinalblatt

Fig. 13. Hühnerembryo. 20tägige Bebrütung. Pikrinsublimatessig. Meridionalschnitt. Eisenhaemat. v. Gieson. Leitz Oc. 3. Obj. 9. a. Mesenchymstroma der Iris an der Vorderfläche, c. an der Hinterfläche der Sphincteranlage (b). e. äusseres, f. inneres Retinalblatt.

Fig. 14. Kaninchen, 24 Tage alt. Flemmings Gemisch. Meridionalschnitt. Zeiss Oc. 3. Obj. (Leitz) 9. Saffranin-Lichtgrün.

Fig 15. Menschl. Embryo, 16,4 cm lang. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Leitz. Oc. 3. Immers 1/12. a. Sphincteranlage, b. Ringspalt.

Fig. 16. Menschl. Embryo, 18 cm lang. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Mesenchymstroma, b. Sphincteranlage, c. Ringspalt.

Fig. 17. Menschl. Embryo, 24 cm lang. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin van G. Leitz. Oc. 2. Obj. 9. a. Mesenchymstroma der Iris mit spindelförmigen (g) Zellen mit stäbchenförmigem Kern, und sternförmigen Zellen mit rundem Kern (c), b. grosses kern haltiges Blutkörperchen. d. Sphincter, e. äusseres, f. inneres Retinalblatt.

Fig. 18. Kaninchen, 14 Tage. Pikrinsublimatessigs. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Der Dilatatorschicht aufliegende Mesenchymzelle, b. Dilatator, c. pupillarwärts gerichtete Fortsätze, die Bruch'sche Membran bildend, d. inneres Retinalblatt.

Fig. 19. Menschl. Embryo, 8—9 Monate. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Zeiss. Oc. 5. Immers. 1/12. a. der Dilatatorschicht vorgelagerte Mesenchymzellen, b. Dilatatorzellen im Bereich des Sphincter mit einem pupillarwärts gerichteten Fortsatz, der sich an die Mesenchymhüllen (d) der Sphincterbündel (c) ansetzt, e. inneres Retinalblatt.

Fig. 20. Menschl. Embryo, 9 Monate. Formol. Flachschnitt der Iris. Eisenhaematoxylin. Zeiss. Oc. 3. Immers. 1/12. a. bipolare, b. unipolare Dilatatorzellen, c. Epithelzellen des inneren Blattes der pars iridica ret., d. der Dilatatorschicht aufliegende Mesenchymzelle, e. Dilatatorschicht.

Fig. 21. Menschl. Embryo, 9 Monate. Formol. Meridionalschnitt. Eisenhaematoxylin- van G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. äusseres, b. inneres Blatt der sec. Augenbl., c. letzte Dilatatorzellen am Ansatz des Ciliarkörpers (d), f. freie Ausbreitung des Dilatators im Stroma der Iriswurzel (e).

Fig. 22. Macacus nemestrinus. Sublimat. Meriod. d. Iris; Eisenh. v. G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Gefässe des Irisstroma, b. verästelte Pigmentzellen desselben, c. äusseres (Pigmentepithel-) Blatt der pars iridica retinae (das innere ist abgelöst), d. zwischen die Zellen des Pigmentepithelblattes eindringende Fortsätze der Stromapigmentzellen.

Fig. 23. Maus, ein Tag alt. Hermanns Gemisch. Meridionalschnitt. Aequatorialgegend, Saffranin-Lichtgrün. Leitz Oc. 3. Immers. 1/12. a. Retina, b. Pigmentepithel, c. gemeinschaftliche Anlage von Chorioidea u. Sclera, d. collagene Fibrillen zwischen den Zellen im Bereich der letzteren, e. äussere Augenmuskulatur (Retractor).

Fig. 24. Ratte, drei Tage alt. Pikrinsublimatessigsäure. Meridionalschnitt. Aequatorialgegend. Eisenh. v. G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Pigmentepithel, b. Mesenchym des Aderhautstromas, c. Sclera, d. äussere Augenmuskulatur.

Fig. 25. Ratte, 16 Tage alt. Pikrinsubl. Meridionalschnitt. Aequatorialgegend. Eisenh. v. G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Pigmentepithel, b. glatte Aderhautmuskulatur, c. Sclera, d. äusserer Augenmuskel, e. Stäbchenzapfenschicht f. äussere Körnerschicht, g. äussere plexiforme Schicht, h. innere Körnerschicht.

Fig. 26. Alte Ratte [1]) Gefässe mit Berliner Blau-Leimmasse injiciert. Formol. Isolationsflächenpräparat der Aderhaut. Pigmentepithel abgepinselt. Stelle aus dem Fundus oculi; oben-aussen von der Papille. a. Muskelhaut der Uvea, b. Choriocapillaris, c. schräg nach vorn und oben verlaufender Ast der auf der temporalen Seite im horizontalen Meridian verlaufenden hinteren Ciliararterie d. Muskelzellenkerne

Fig. 27. Forelle, 22 mm. Carnoys Gemisch. Meridionalschnitt. Eisenh. v. Gieson. Leitz. Oc. 2. Obj. 9. a. Hornhautepithel, b. Bowmansche Membran (?), c. Anlage der Hornhautgrundsubstanz, sich in das Aderhautmesenchymgewebe fortsetzend.

Fig. 28. Rana esculenta, ausgewachsen. Pikrinsublimatessigsäure. Meridionalschnitt. Eisenh. v. G. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Hornhaut, b. reticuläres Irisstroma, c. Ciliarmuskel.

Fig. 29. Hühner-Embryo, 20tägige Bebrütung. Pikrinsubl. Meridionalschnitt. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Scleralgewebe, b. Ciliarmuskel, c. spindelförmige, glatte Muskelzellen.

Fig. 30. Edelpapagei (Halmatera). Formol. Meridionalschnitt. Eisenh. v. Gieson. Hartnack. Oc. 3. Obj. 3. a. Iris, b, Ciliarfortsätze, c. Lig. pectinat. d. Hornhaut, e. quergestreifter Ciliarmuskel, f. Einscheidung desselben durch fibrilläres Bindegewebe, g. Endigung desselben im Hornhautstroma.

Fig. 31. Menschl. Embryo, 6—7 Monate. Formol. Meridionalschnitt. Eisenh. v. Gieson. Leitz. Oc. 3. Immers. 1/12. a. Pigmentepithel, b. Gefässschicht, c. d. keilförmige Endigung des Ciliarmuskels an der Aussenseite der Schicht der grossen Gefässe, f. rudimentäre Muskelzellen, e. schichten(blätter)bildende Plattenzellen.

---

[1]) Die Farbe des Gefässinhaltes ist, abweichend von der Farbe der Injectionmasse, mit Roth wiedergegeben.

Aus dem zoologischen Institut in München.

Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlunge. (Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger.)

Von

Fanny Moser.

Hierzu Tafel XXX—XXXIII und 3 Textfiguren.

Einleitung.

Die Lungen der Säuger und Vögel sind Anfang des letzten Jahrhunderts untersucht worden von Rathke 1828 (37), und Remak 1855 (38). Ihnen folgten C. E. v. Baer (2), Boll (5), Eberth (11), Foster und Balfour (13), Kölliker (25, 24), Küttner (26), Stieda (44), Selenka (41), u. s. w. Die neuere Zeit brachte, unter anderen, Aebys (1) wichtige Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Säugerlunge mit kurzer Beschreibung der Vogellunge. Naraths (32) umfangreiche vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Arbeit über die Säugetierlunge, His (21) und Minots (31) Untersuchungen an menschlichen Embryonen, D'Hardivillers (7—10) an Kaninchen, Robinsons (39) an Ratten- und Mäuse-, Naraths (33) an Echidna-Embryonen, während Roché (40), Campana (6) und Baer (3) sich mit der ausgewachsenen Vogellunge, Zumbusch (46) entwicklungsgeschichtlich und anatomisch mit Vögel- und Säugerlungen befassten.

So gut wir daher über Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Lungen dieser zwei Tierklassen unterrichtet sind, so wenig ist dies der Fall bei Reptilien und Amphibien. Ihre Lungen wurden relativ selten untersucht, die Entwicklung derselben fast gar nicht, und besitzen wir daher in dieser Beziehung noch recht lückenhafte Kenntnisse.

Die erste Arbeit über Amphibien- und Reptilienlungen ist die Meckels 1818 (28), der später eine entwicklungsgeschichtliche Arbeit Remaks (38) folgte. Die neueren Forscher, wie Stannius (43), Schulze (42), Küttner (26), in letzter Zeit Milani (29) und Miller (30), beschränkten meistens ihre Untersuchungen auf die ausgewachsenen Lungen mit Ausserachtlassung der Embryologie. Eine so einseitige, wenn

auch noch so genaue Methode konnte schwerlich zu einer richtigen Lösung vieler der gestellten Fragen führen. Nach den bei anderen Organen z. B. den Nieren gemachten Erfahrungen, ist es vor Allem die ontogenetische Entwicklung, welche die Erklärung geben kann, für die oft überraschenden und komplizierten Verhältnisse des ausgewachsenen Organs — eine Erfahrung, die bei der Lunge ganz vernachlässigt wurde, so z. B. in der sorgfältigen Arbeit Milanis. Es ist merkwürdig, dass ein so wichtiges Hilfsmittel zum Verständnis der Lunge niederer und dadurch auch höherer Wirbeltiere nicht früher herangezogen wurde, um so merkwürdiger, als trotz dieser Unkenntnis der ganze Entwicklungsgang verschiedener Lungen mit allen Einzelnheiten auf hypothetischem Wege festgestellt, und durch die so gefundenen Gesetze manche Verhältnisse bei höheren Wirbeltieren erklärt wurden, und nachgewiesen, wie letztere sich aus ersteren entwickelten.

Dieses einseitige Vorgehen gibt den Schlüssel zu zwei auffallenden Thatsachen:

1. Dass verschiedene Forscher noch immer unter sich uneinig sind über wichtige Einzelheiten der Lungen höherer Wirbeltiere — es braucht nur erinnert zu werden an die Frage, ob monopodiale oder dichotome resp. polytome Verzweigung des Bronchialbaumes stattfindet, wobei namhafte Gelehrte wie His und Küttner sich in entgegengesetzten Lagern befinden. Ferner die Frage, ob das Epithel in den Bronchen ursprünglich ein oder mehrschichtig ist; die Frage, ob und inwieweit überhaupt von einem Bronchus innerhalb der Lunge gesprochen werden kann u. s. w.
2. Dass bisher allgemein angenommen, wenn auch nicht immer deutlich ausgesprochen wurde: die Entwicklung der Lungen niederer Wirbeltiere, Amphibien und Reptilien, gehe nach einem anderen Prinzip vor sich wie die der Vögel und Säuger. Bei letzteren erzeugt, nach Kölliker (24) „das epitheliale Rohr (die Fortsetzung der Trachea in der Lunge) hohle Aussackungen oder Knospen, welche, rasch sich vermehrend, bald in jeder Lunge ein ganzes Bäumchen von hohlen Kanälen mit kolbig angeschwollenen Enden erzeugen, von welchen

aus dann, durch Bildung immer neuer und zahlreicher Knospen, endlich das ganze respiratorische Höhlensystem geliefert wird. Hierbei ist das Epithelrohr in erster Linie das Bestimmende und nicht die Faserhaut und ihre Gefässe."

Somit handelt es sich, nach Kölliker und Anderen, bei den Vögeln um einen deutlichen Knospungsprozess. Das charakteristische bei diesem ist, dass das Epithel des Bronchus durch starke, lokale Vermehrung seiner Zellen Knospen treibt, welche in das dichte Bindegewebe der Lungenwand immer mehr vordringen und dieses teils beiseite schieben, teils zusammenpressen. So ist dann schliesslich das, anfangs nur mit einem engen Epithelrohr versehene, dicke Lungensäckchen von einem ganzen System hohler Röhren durchzogen.

Bei den Amphibien und Reptilien hingegen handelt es sich, nach der herrschenden Auffassung, um den umgekehrten Prozess. Dieser Prozess ist der der Septenbildung infolge starker lokaler Wucherung des Bindegewebes der Lungenwand. Die Lunge ist ein dünner häutiger Sack mit weitem Lumen; an gewissen Stellen treibt nun das Bindegewebe, durch Wucherung, das Epithel immer weiter in das Lungenlumen hinein, welch' letzteres schliesslich, durch in dasselbe vorspringende Leisten oder Septen, in Abteilungen zerfällt. Gegenbauer (16) schreibt über diesen Prozess: „Der Bau der Lunge repräsentiert eine eigentümliche Form, die phylogenetisch durch fortgesetzte, von der Wand her erfolgte Teilung des einheitlichen Binnenraumes entstand."

Das Schema Fig. 1 (Taf. XXX) macht den Unterschied zwischen dem Prozess der Knospenbildung a und dem der Septenbildung b am besten klar. Im ersten Fall geht das Hauptwachstum von innen nach aussen in bronchifugaler, im zweiten von aussen nach innen, in bronchipetaler Richtung (in der Richtung der Pfeile). Bei a wurde der ursprüngliche Hohlraum lateralwärts ausgedehnt, bei b medialwärts eingeschränkt.

In neuerer Zeit ist zweimal der Versuch gemacht worden, die Kluft zu überbrücken, welche diese zwei Entwicklungsweisen trennt. Miller (30) sagt ganz kurz, in seiner vergleichend anatomischen Arbeit über die Wirbeltierlunge, dass bei den Amphibien und Reptilien die Septenbildung der Hauptprozess sei

und die Sprossung nur eine nebensächliche Erscheinung. Bei höheren Wirbeltieren dagegen sei das Umgekehrte der Fall und die Sprossung die Hauptsache, die Septenbildung die Nebensache. Er legt weder die Art des Vorganges irgendwie klar, noch gibt er eine Begründung dieser Behauptung.

Milani (29) hat sich, in seiner Untersuchung der Reptilienlunge, über diese Frage viel besser Rechenschaft gegeben und ist schliesslich zu dem Schlusse gelangt, dass es sich immer und überall, auch bei Vögeln und Säugern, um eine Septenbildung handelt, wofür er, aus seinen vergleichend anatomischen Untersuchungen, den Beweis zu erbringen sucht. Dabei machte ihm aber die Erklärung verschiedener Thatsachen, so z. B. die Bildung der Längswände bei den Schildkröten und Krokodiliern, die Verdickung der septalen Wände etc. grosse Schwierigkeiten. Er kommt teils zu ziemlich gewagten Schlüssen, so zum Beispiel zu dem sich, aus seiner Theorie notwendig ergebenden Schluss, dass der die Krokodilierlungen durchziehende Kanal aus zwei von einander ganz unabhängigen Teilen bestehe, einer primären Bildung, dem intrapulmonalen Bronchus, und einer von ihm unabhängigen, sekundären Bildung, dem engen, sich distal an ihn anschliessenden Rohr.

Aus seinen Darstellungen geht auch nicht klar hervor, von wo an und bis wie weit er den intrapulmonalen Bronchus rechnet, was ebenfalls begründet ist in seiner ganzen Erklärungsweise, bei der er, ohne es gerade auszusprechen, doch zwei verschiedene Prozesse annimmt, den des Einwachsens des Bronchus in die Lunge, und den des Vorwachsens der Septen, die dann unter sich einen neuen Kanal bilden, welcher merkwürdiger Weise direkt zur Verlängerung des Bronchus wird. Die Vereinigung dieser zwei Prozesse sich vorzustellen, ist schwierig, ebenso ist es schwierig, die Stelle festzusetzen, wo sich die Produkte beider treffen, was die vorerwähnte Unklarheit zur Folge hat. Einige wenige Untersuchungen an Embryonen mussten zur Klärung dieser und weiterer Fragen beitragen, doch beschränkte Milani die seinigen, wie gesagt, leider auf ausgewachsene Lungen.

Als ich auf Rat meines verehrten Lehrers, Herrn Professor Hertwig, die Untersuchung der Vogellunge vornahm, geschah es mit der Absicht nachzuweisen, dass der Prozess der Septen-

bildung, wie er bisher allgemein für Reptilien und Amphibien angenommen wurde, auch bei Vögeln noch eine mehr oder weniger grosse Rolle spielt. Vielleicht liess sich nachweisen, dass es sich bei ihnen nicht ausschliesslich um den Prozess der Knospung handelt, sondern dass entweder teilweise noch Septenbildung vorliegt, oder sogar diese allein. Die Knospung könnte dadurch vorgetäuscht sein, dass die zwei Prozesse, der der Erweiterung und Vergrösserung der ganzen Lunge mit ihrem Lumen, und der der Septenbildung, zu gleicher Zeit verlaufen und ineinander greifen; nur durch genaue Untersuchung wären diese beiden entgegengesetzten Prozesse eines bronchifugalen und eines bronchipetalen Wachstums auseinander zu halten. Die Untersuchung führte jedoch nicht zu dem erwarteten Resultat — die Vogellunge weist auf das klarste den ausschliesslichen Prozess der Knospung auf.

Nun griff ich zu den Reptilien, in der Hoffnung, dass sich bei diesen der Uebergang der Septenbildung zur Knospung nachweisen liesse. Mit diesem Schritt wuchs die Arbeit über den anfänglich geplanten Rahmen heraus — ich beschränkte mich nun nicht mehr allein auf die Frage: „Knospung oder Septenbildung", sondern suchte überhaupt den ontogenetischen Gang der Lungenentwicklung festzustellen mit den sie bedingenden Faktoren. Dabei lieferte die Vogellunge, als die bisher bestuntersuchte, mit dem leicht erhältlichen Material, den festen Ausgangspunkt für die weiteren Untersuchungen. Von diesem Punkte konnte ich einerseits zu den einfacheren Verhältnissen der niederen Wirbeltiere übergehen, andererseits aber die weitere Komplizierung bei den Säugern verfolgen. Mit anderen Worten, nach Gewinnung eines klaren Bildes der ganzen Entwicklung und des Prozesses der Knospung bei der Vogellunge, galt es zu verfolgen, welche allmähliche Veränderung dieser Prozess, von den höheren Reptilien zu den niederen und von diesen zu den Amphibien, erfuhr. Möglicherweise liess sich eine kontinuirliche Kette mit all ihren Gliedern auffinden. Schliesslich gelang es vielleicht noch zu zeigen, wie sich die Säugetierlunge als weiteres Glied an diese anschloss.

Die anzuwendende Methode war ziemlich einfach. Nach Kenntnissnahme der betreffenden, ausgebildeten Lungen wurden die embryonalen Lungen möglichst verschiedener Repräsentanten

jeder Tierklasse untersucht, wobei die Untersuchung auf verschiedene Stadien der betreffenden Lungen, möglichst von ihrer ersten Anlage an, ausgedehnt wurde. Soweit es die Kleinheit und die teils schwierige Behandlung (Schildkröten) des Objektes gestattete, wurden die Lungen herauspräpariert, nach Aufhellung total untersucht unter dem Mikroskop, dann die eine Lunge sagittal, die andere transversal geschnitten.

Untersucht wurden:

Vögel.

Hühnchen vom 4.—9. Tage inklusive.

Reptilien.

Anguis frag.	4	Stadien
Gehyra ocean.	4	„
Lacerta vivipara	2	„
Lacerta muralis	2	„
Emys lut.	5	„
Crocodilus	2	„
Hatteria punct.	3	„

Amphibien.

Salamandra mac.	5	„
Rana temp.	5	„
Pelobates fuscus	6	„

Vögel.

Hühnchen.

Ausgewachsene Lunge: Die Lunge ist, nach den Untersuchungen von Campana (6), Roché (40), E. Schulze (42), Baer (3), und Anderen, ein relativ kleines Organ. Der extrapulmonale Bronchus tritt in der oberen Hälfte der Lunge in diese ein und dringt als sogen. Mesobronchus, unter Abgabe zahlreicher Aeste, der Bronchi II. Ordnung, bis zu ihrem distalen Ende vor, wo er in den abdominalen Luftsack mündet. Vom Vestibulum, eine Erweiterung im oberen Viertel des Mesobronchus, gehen vier untereinander gelegene Aeste ab, die sog. Bronchi diaphragmatici, während ein starker Ast an seinem distalen Ende zum hinteren diaphragmatischen Luftsack führt. Die Bronchi II. Ordnung münden teils direkt, teils indirekt in Luftsäcke, von denen beim Huhn jederseits fünf vorhanden sind, während andere Vögel deren

mehr oder weniger besitzen, wie neuerdings Roché (40), nachwies. Ferner geben sie zahlreiche fiederförmig angeordnete Aeste ab, die Bronchi III. Ordnung oder Lungenpfeifen, welche die Hauptmasse der Vogellunge ausmachen und entweder blind enden, oder miteinander communicieren. Sie enthalten das eigentliche respiratorische Lungengewebe. Um diese Pfeifen sitzen die Lungenbläschen oder Alveoli, durch feine Septen von einander getrennt.

Das bewimperte Cylinderepithel der grossen und mittleren Bronchen geht allmählich in das Plattenepithel der Alveoli über. Die Angaben, das Epithel betreffend, sind verschieden. Nach den einen ist es ursprünglich mehrschichtig und wird erst einschichtig durch allmähliches Nachrücken der tiefer liegenden Zellen. Nach andern findet nur eine Abflachung der von Anfang an einschichtigen Epithellage statt.

Wir sehen also, kurz zusammengefasst, das ziemlich compakte Gewebe der Lunge nach allen Richtungen hin von einem Röhrensystem durchzogen. Die Röhren nehmen immer mehr an Dicke ab und enden schliesslich in eine Anzahl Bläschen oder Alveoli. Einige derselben hingegen haben sich zu kolossalen membranösen, ausserhalb der Lunge befindlichen Blasen oder Luftsäcken erweitert.

Embryonale Lunge: Zu deren ältesten Untersuchungen gehören die Rathkes (37), dessen Resultate aber wenig mit den neueren übereinstimmen; so hat, nach ihm, die Lunge am fünften Tag meist noch keinen Hohlraum, am sechsten Tag eine wahrscheinlich nur einfache Röhre — ich kann sie übergehen. Die sich daran anschliessenden Untersuchungen Selenkas (41) beschränken sich auf die mikroskopische Untersuchung von Totalpräparaten.

C. E. v. Baer (2), Remak (38), Goette (19), Balfour (13), etc. verdanken wir unsere heutigen diesbezüglichen Kenntnisse, die jedoch noch in manchen Punkten einer Vervollständigung bedürfen. Wenn auch die wesentlichen Züge der Entwicklung der Vogellungen klar liegen, so ist doch der eigentliche Wachstumsprozess der Lunge wenig berücksichtigt worden, denn ausser Remaks (38), und Köllikers (24 und 25) kurzen, und Bolls (5) anfechtbaren Ausführungen besitzen wir keine, welche die Frage, wie geht der eigentliche Wachstumsprozess vor sich,

beantworten. Auch über die allmähliche Entstehung des Röhrensystems und ihre Reihenfolge fehlen genauere Untersuchungen, was z. B. die immer wieder vorkommende, falsche Annahme erklärt, dass die kolbige Anschwellung am Ende des epithelialen Rohres, in dem Lungensäckchen vom dritten Tag, schon die Anlage des abdominalen Luftsackes sei.

In neuerer Zeit ist ferner von Baer (3) bestritten worden, dass die Luftsäcke, wie bisher angegeben wurde, Ausstülpungen der Bronchen sind. Er schreibt: „Die Luftsäcke stellen ein System von . . . Hohlräumen dar, welche von einer äusserst zarten, fast vollkommen durchsichtigen Membran umschlossen sind. Man hat diese Membran allgemein als Fortsetzung der Bronchialwände und die Luftsäcke als Ausstülpungen der Bronchen betrachtet. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschliessen, schon deshalb nicht, weil die Luftsäcke im frühen Embryonalstadium als durchaus selbständiger Teil der Lungenanlage, gleichsam als besondere Lappen auftreten, dann aber vor Allem, weil diese Membran mit den Wänden der grossen Bronchen auch morphologisch in gar keine Beziehung gebracht werden kann. Wir müssen vielmehr die Luftsäcke als einen besonderen Teil des Respirationsapparates, als etwas zu den Lungen Hinzugekommenes betrachten".

Da Boll (5) der Einzige ist, der sich speziell die Lösung der Frage: wie wächst die Lunge des Hühnchens? gestellt hat, muss seine Arbeit kurz besprochen werden. Er hat sich bei derselben auf das Studium der Lunge von acht- bis zwölftägigen Embryonen beschränkt, was kaum zu einwandfreien Resultaten führen konnte. Er kam denn auch zu einem Schluss, der in direktem Gegensatz zu dem Anderer steht; nach ihm handelt es sich bei der Lunge um einen komplizierten Durchwachsungsprozess von Epithel und Bindegewebe, wobei aber das Bindegewebe, oder vielmehr die Capillaren, das primäre sind. Er schreibt: „Das wachsende cap. Rohr übt einen, in der Richtung seiner Längsachse wirkende Druckkraft aus, und diese treibt das Epithel vor sich her, es gleichzeitig verdünnend; dadurch entstehen die Lungeneinschnitte." Zu dieser Annahme sieht er sich berechtigt:

1. weil er nie ein eigenes Wachstum der epithelialen Lungenanlage beobachten konnte. Während schon direkt beobachtet wurde, dass Blutgefässe eigenes Wachstum haben, und proprio

motu Sprossen treiben, sei dies bei Epithelsprossen nie der Fall gewesen;

2. durch die Beobachtung, dass immer dorten, wo Capillaren gegen das Epithel vordringen, dieses dünn ist, wo keine sind, hingegen hoch, womit aber seine sehr schematisch gehaltenen Abbildungen nicht übereinstimmen. Ferner unterlässt er es, die nach seiner Lösung wichtig gewordene Frage: wie wachsen die Capillaren, zu behandeln. Aus allen diesen Gründen ist seine Behauptung (denn trotz seiner Beweise kann man sie schwerlich anders nennen) sehr anfechtbar. Das umsomehr, da bei allen Bildungen, die ähnlich der Lunge entstehen, so bei den Drüsen, den Haaren, den Zähnen etc. das Epithel immer den ersten Anstoss gibt und in das Bindegewebe vordringt.

Stieda (44) sagt hierüber: „Wie wächst der ursprünglich einfache Lungenkanal aus? was gibt den ersten Anstoss zum Wachstum, das Epithel oder das Bindegewebe, oder, wie Boll sagt, die Blutgefässe? Die Beantwortung dieser Frage scheint mir gerade für die Lunge ausserordentlich wichtig. Meiner Ansicht nach ist unbedingt das Wachstum des Epithels das primäre und das Wachstum des Bindegewebes resp. der Blutgefässe das sekundäre.

Eine Bildung der provisorischen Lungenbläschen findet schon zu einer Zeit statt, wo noch gar keine Blutgefässe im Bindegewebe sichtbar sind."

Und Kölliker (24) spricht sich dahin aus: „Es ist immer das Epithelrohr welches den ersten Anstoss zur Sprossenbildung gibt, dadurch dass dasselbe, durch wiederholte Längsteilung seiner Zellen in bestimmter Richtung, in der Fläche wächst; immerhin hat man sich die Faserhülle der Bläschen doch auch als selbstständig mitwuchernd zu denken."

Im Folgenden gebe ich die Resultate meiner eigenen Untersuchung und dazu die nach meinen Präparaten angefertigten Zeichnungen. Nur was die allererste Anlage der Lunge anbelangt, verlasse ich mich auf die Angaben meiner Vorgänger, welche mit einander übereinstimmen, abgesehen von der Frage, ob die erste Anlage einfach oder paarig, ferner ob sie solid ist, oder gleich mit einem Epithelrohr versehen.

Die Lunge entsteht am Anfang des dritten Tages als eine paarige resp. unpaare Vortreibung oder Ausstülpung des

Vorderdarmes. Am Ende des dritten Tages erkennt man am Oesophagus zwei deutliche Höckerchen oder Säckchen, aus dichtem Bindegewebe von einem, mit dem Oesophagus zusammenhängenden Epithelrohr durchzogen. Dieses besitzt, an seinem Ende, eine bläschenförmige, oder kolbige Auftreibung: das primäre Lungenbläschen, von dem Balfour u. A. sagen es scheine sich zum abdominalen Luftsack zu entwickeln.

Am vierten Tage sind die beiden Säckchen grösser geworden, und sieht man, bei auffallendem Licht, einen dunklen Streifen, der, in der Nähe des Oesophagus beginnend, bis nahe an das distale Ende des Säckchens reicht. Ein Querschnitt (Fig. 1 Taf XXXI) zeigt das Lungensäckchen noch in continuirlichem Zusammenhang mit dem Darm. Es hat drei Flächen von denen die laterale und mediale ventral in eine stumpfe Kante auslaufen, während der Uebergang der dorsalen und lateralen Seite abgerundet ist. Ein (Fig. 2 Taf. XXXI) schräg verlaufender, mit dem primären Lungenbläschen endender Kanal durchsetzt das ganze Säckchen und reicht fast an dessen distales Ende ohne Zweige abzugeben. Er unterscheidet sich in gar nichts vom Darm.

Das den Lungenkanal d. h. den Mesobronchus auskleidende Darmdrüsenblatt scheint (Fig. 3, Taf. XXXI) auf den ersten Blick aus einem mehrschichtigen, hohen Cylinderepithel zu bestehen; genauere Untersuchung lehrt, dass es sich deutlich um ein einschichtiges Cylinderepithel handelt, dessen Zellen immer durch die ganze Dicke des Epithels reichen und am einen Ende zu einem dünnen Faden ausgezogen sind, der sich oft mit Mühe bis zum Lumen resp. der Basis verfolgen lässt Die Zellen sind so angeordnet, dass abwechselnd der dicke und der dünne Teil am Lumen sich befindet. Die Kerne sind gegeneinander abgeplattet und verschoben und liegen dadurch auf verschiedener Höhe, so den Eindruck verstärkend, dass es sich um ein mehrschichtiges Epithel handelt. Dieses eben beschriebene einschichtige Epithel werde ich künftig ausschliesslich kurzweg hohes Cylinderepithel nennen. Verschiedene Zellen, deren Kerne immer in der Nähe des Lumens angetroffen werden, sind in Mitose begriffen, wobei immer die Spindelachse senkrecht zur Längsachse steht. Zwischen den gewöhnlichen Zellen befinden sich andere von sehr schmaler Gestalt, mit langgestrecktem, dünnen Kern, der die Farbe stärker

aufnimmt, und werden sie durch diese Merkmale leicht erkannt. Schon Küttner (26) und Stieda (44) haben diese Zellen beobachtet und die Ansicht ausgesprochen, dass es wahrscheinlich junge Epithelzellen seien, es genaueren Untersuchungen überlassend, dies festzustellen. Ich selbst habe keine Klarheit über die Bedeutung dieser Zellen, die ich vorläufig, nach ihrer Gestalt, Keilzellen nennen will, erlangt. Am Schlusse dieser Arbeit komme ich darauf zurück.

Das Parenchym der Lunge besteht, wie beim Darm, aus Bindegewebe, dessen Kerne ziemlich dicht neben einander liegen, am dichtesten um das Epitelrohr herum, wo sie nicht mehr rund, sondern gegen das Rohr zu abgeplattet sind. In dem Gewebe erkennt man einige wenige Blutgefässe. Der Grund für ihre anscheinend geringe Zahl ist, nach Boll, der Mangel an Gerinnungsfähigkeit des Blutes junger Embryonen, sowie seine grosse Flüssigkeit, wodurch es fast gänzlich aus dem Körper entweicht, bei Herausnahme des Embryo, und die dünnwandigen Gefässe so collabieren, dass sie vom Bindegewebe nicht zu unterscheiden sind.

Das Lungensäckchen wird, wie der Darm, vom Peritoneum überzogen, welches das Aussehen eines mehrschichtigen Epithels hat, genau wie beim Mesobronchus; jedoch auch hier handelt es sich um ein einschichtiges Epithel bei dem die Mehrschichtigkeit nur eine Täuschung ist.

Das primitive Lungenbläschen am Ende des Mesobronchus unterscheidet sich von diesem selbst nur durch seine bläschenartige Erweiterung, und dadurch dass seine Zellen noch etwas höher sind.

Am fünften Tage ist die Lunge schon komplizirter, grösser geworden, und hat sich die Verbindungsbrücke mit dem Darm sehr verschmälert Dies geschieht, wie Fischelis (14) zeigt, durch allmähliches Entgegenwachsen der beiden Seiten der Lunge, wodurch diese Brücke immer mehr eingeschnürt wird bis zur vollständigen Abschnürung der Lunge vom Darm. Ungefähr in der Mitte des Mesobronchus befindet sich dorsal ein Zweig, dem späteren ersten Bronchus diaphragmaticus, der aussieht wie ein gestieltes Bläschen, und in seiner ganzen Struktur dem prim. Lungenbläschen am Mesobronchusende gleicht. Darunter ist eine Ausbuchtung, die erste Anlage des Vestibulum. Im Uebrigen zeigt die Lunge die gleichen Verhältnisse, wie bei dem vorher-

gehenden Stadium, nur dass die ganze mesodermale Umhüllung des Mesobronchus dichter geworden ist und die äussere epitheliale Bekleidung sich abgeplattet hat, zwei beachtenswerte Vorgänge.

Am sechsten Tage (Fig. 4 Taf. XXXI) hat sich unterhalb des ersten, am Mesobronchus befindlichen, dorsalen Lungenbläschen ein zweites, ganz gleiches gebildet, das zum zweiten Bronchus-diaphragmaticus wird: zwischen beiden befindet sich, als trennende Wand, eine in das Lumen des Mesobronchus vorspringende Leiste, die vorläufig Septum genannt werden mag. (Fig. 5 Taf. XXXI) ist ein Querschnitt durch diese sechstägige Lunge auf der Höhe eines dieser Bläschen. Es muss die genauere Untersuchung zweier aufeinander folgender Bläschen und des zwischen ihnen liegenden Septums zur Lösung der Frage führen: hat das Darmdrüsenblatt des Mesobronchus an dieser Stelle zwei Knospen getrieben die in das Bindegewebe der Lungenwand vorgedrungen sind — oder aber hat sich das Lumen des Mesobronchus, bei der Vergrösserung der ganzen Lunge, erweitert und sind zugleich durch Wucherung des Bindegewebes drei Leisten oder Septen in das Lumen vorgedrungen, unter Abgrenzung von zwei Bläschen, die eigentlich den zwischen ihnen übrig gebliebenen Theil des Mesobronchus darstellen. Das Schema Fig. 2 (Taf. XXX) erläutert vorstehend Gesagtes.

Ein günstiger Längsschnitt durch die Lunge eines sieben Tage-Embryos (Fig 8, Taf. XXXI) hat, in Verbindung mit den übrigen Beobachtungen, die sichere Lösung dieser Frage ermöglicht. Bevor ich zu seiner Beschreibung übergehe, seien noch die allgemeinen Verhältnisse dieser Lunge wiedergegeben. Wie Fig. 6 u. 7, Taf. XXXI zeigen, hängt die Lunge nur noch durch ein schmales Band mit dem Darm zusammen. Am Mesobronchus befinden sich sowohl dorsal wie nun auch ventral schon eine ziemliche Anzahl Zweige, von denen die proximalen und dorsalen die ältesten, die distalen die jüngsten sind. Dem entsprechend sind auch erstere viel grösser, die Stiele länger, sodass die Bläschen ziemlich weit abgerückt sind vom Mesobronchus. Noch ein Bläschen befindet sich am Mesobronchus, gerade über dem Vestibulum und ist proximal gerichtet. Im ganzen sind sechs primäre Lungenbläschen vorhanden, die sich durch nichts von einander unterscheiden und von denen das eine das distale Ende des Mesobronchus bildet.

Der Mesobronchus hat nur noch in seiner oberen Hälfte ein hohes Cylinder-Epithel, das sich distal allmählich zu einem Pflaster-Epithel abplattet, während alle primären Lungenbläschen, wie das zuerst beobachtete am Ende des Mesobronchus, das typische hohe Cylinderepithel besitzen.

Fig. 8, Taf. XXXI ist die Abbildung des vorher erwähnten günstigen Längsschnittes zur Feststellung, ob es sich um Sprossung oder Septenbildung handelt. Die Zeichnung zeigt ein seitenständiges, primäres Lungenbläschen mit zwei anstossenden „Septen". Die Epithelzellen sind am höchsten im Fundus des Bläschens, wo sie dicht gedrängt, die Kerne gegeneinander abgeplattet und stark übereinander verschoben sind. Gegen die Höhe des Septums werden die Zellen allmählich niedriger, breiter, die Kerne runden sich ab, rücken mehr und mehr von einander, bis schliesslich das Pflasterepithel des Mesobronchus zustande kommt. Aehnlich, jedoch weiter vorgeschritten, ist der Prozess bei dem die Lunge überkleidenden Epithel; bei einer vier Tage alten Lunge hohes Cylinderepithel, am fünften Tage Pflasterepithel, ist es jetzt zu einem Plattenepithel geworden.

Wie verhält sich das Bindegewebe? Es ist ziemlich gleichmässig dicht, mit rundlichen Kernen. In der Nähe des Bläschens hingegen ist es dichter, seine Kerne abgeflacht parallel zur Oberfläche des Bläschens, und teils direkt an dieses angepresst, wodurch schon die erste Anlage einer, um die Bläschen cirkulär verlaufenden Faserschicht angedeutet ist. Wenn es sich um eine Septenbildung handelte, müsste das Bindegewebe in den Septen, besonders wenn sich dort ein Blutgefäss befindet, am dichtesten sein; jedoch ist wenig Unterschied vorhanden, aber immerhin ist es dort eher lockerer, dünner wie umgekehrt. Hingegen befindet sich thatsächlich gerade an den Stellen, dem Fundus der Bläschen, die Verdichtung, wo sie, handelte es sich um den Prozess der Septenbildung, nicht sein sollte.

Was muss nun aus diesen Beobachtungen geschlossen werden? Nach dem Verhalten einerseits des Epithels in Mesobronchus und Lungenbläschen, andererseits des Bindegewebes der Lungenwand, muss geschlossen werden, dass es sich, was mit den bisherigen Untersuchungen übereinstimmt, bei der Vogellunge um den Knospungsprozess und zwar, nach allen meinen Beobachtungen, ausschliesslich um diesen handelt. Wir sehen wie

überall, wo sich am Mesobronchus eine Knospe in Form eines hohlen Bläschens bildet, das Epithel in diesem ein ganz charakteristisches Aussehen gewinnt: es wird zum (S 596 beschriebenen) hohen Cylinderepithel. Ein gleiches Aussehen hat auch das, zum ersten primären Lungenbläschen erweiterte Mesobronchusende. Ferner sehen wir überall um die Bläschen herum das Bindegewebe zusammengepresst, seine Zellen abgeplattet. Dies alles sind charakteristische Erscheinungen des Knospungsprozesses, bei dem der Mesobronchus selbst unter Zusammendrängen des Bindegewebes in die Lunge hinein wächst, und ferner in diese hohle Knospen treibt, welche zu Kanälen werden. Die primitiven Lungenbläschen sind die charakteristische Art dieses Sprossungsprozesses, von dem Kölliker schreibt: „Die Sprossenbildung geht so vor sich: dass das Epithelrohr durch wiederholte Längsteilung seiner Zellen in bestimmter Richtung in die Fläche wächst. Die jedoch nicht durch freie Zellbildung zwischen den vorhandenen Zellen vor sich geht, sondern als fortgesetzte Vermehrung dieser selbst und zwar durch Zerfallen derselben der Länge nach in zwei Zellen zu denken ist."

Ferner sagt er: „Die anfänglich blinden Enden entsprechen natürlich nicht den Lungenbläschen, sondern werden zu den Bronchen. Erst von dem Zeitpunkte an, wo Pflasterepithel in den Enden auftritt, wird man von Lungenbläschen reden dürfen. Und die Lungenbläschen sind natürlich Ausstülpungen der Bronchialenden, hervorgegangen aus den letzten Wucherungen des primitiven Drüsenblattes."

Hiemit ist aber keine Erklärung gegeben, wie der Prozess eigentlich vor sich geht: wieso und warum ist in den Bläschen das Epithel ein hohes Cylinderepithel? Nach meinen Untersuchungen geht der Prozess auf folgende Weise vor sich. An einer lokal begrenzten Stelle des Darmdrüsenblattes findet eine starke Vermehrung seiner Zellen statt, „durch Zerfallen derselben der Länge nach". Da der Widerstand des dahinter liegenden dichten Bindegewebes zu gross ist, als dass die in starker Vermehrung begriffenen Zellen dieses einfach zusammendrängen könnten um sich den nötigen Raum zu verschaffen, werden sie mehr und mehr aneinander gepresst. Wäre statt dem dichten nur ein spärliches, lockeres Bindegewebe vorhanden, so würden sich die Zellen in dem Verhältnis ausdehnen, wie sie sich vermehren. —

eine Vermutung, die im weiteren Verlauf dieser Untersuchungen ihre Bestätigung finden wird. Hier aber platten sich die Zellen gegeneinander immer mehr ab, im Verhältnis zu ihrer Vermehrung, bis durch gegenseitige Verschiebung des Zellleibes und der Kerne, infolge des beschränkten Raumes, das hohe Cylinderepithel, wie wir es in allen primitiven Lungenbläschen finden, zustande kommt. Dieses besitzt die Kraft, sich Raum zu schaffen. Es drängt das Bindegewebe zusammen und am Mesobronchus entsteht eine Ausbuchtung: das primitive Lungenbläschen. Durch die fortgesetzte Vermehrung der Zellen dringt letzteres immer tiefer in das Gewebe ein, wobei der Fundus die grösste Arbeit leistet und dementsprechend sind auch hier die Zellen am höchsten und dichtesten. Während dieses Vordringens des Bläschens, und als eine Unterstützung desselben, dehnen sich die Zellen in seinem Halsteil allmählich wieder aus, im Bestreben ihre ursprüngliche Form, die der Zellen im distalen Mesobronchusteil, zu gewinnen. So sahen wir (in Fig. 8, Taf. XXXI) vom Fundus des primitiven Lungenbläschens bis zum Mesobronchus alle Uebergänge von der einen Epithelform zur andern.

Dass thatsächlich eine solche Abplattung des Epithels stattfinden kann und stattfindet, beobachtet man hier, ebenso wie auch am äusseren Epithel der Lunge. Born (4) hat an jungen Froschlarven gleiche Beobachtungen gemacht und ein diesbezügliches Gesetz abgeleitet. Er schreibt hierüber:

> „Die Beobachtung, dass die Epithelzellen der Froschlarven im Verbande meist breiter als hoch sind, während die einzelne isolierte Zelle die Kugelgestalt anzunehmen strebt, weist auf die richtige Annahme hin, die man zur Erklärung der merkwürdig raschen Bedeckung einer Wunde mit Epidermis zu machen hat. Die platte Form der Epidermiszellen der jungen Larven . . . . . kann nicht eine rein passive sein, sondern wir müssen annehmen, dass die Epidermiszellen . . . . . so lange sie in natürlichem Verbande stehen, vital das Bestreben haben, sich über die Kugelgestalt heraus, auf Kosten ihres Höhendurchmessers, in der Fläche auszudehnen. Ein solches allgemeines Abplattungsbestreben erscheint funktionell zweckmässig, indem die Epidermiszellen dadurch leicht jeder lokalen Vergrösserung, auch bei ausbleibender Zellenvermehrung, ohne widerstrebende Spannung, zu folgen im Stande ist."

Es ist nur eine Folge dieser Entwicklung, wenn schliesslich in den eigentlichen Lungenbläschen oder Alveoli das Epithel zu einem platten wird. Doch geschieht das erst in einem späteren Stadium, das über dem letzten von mir untersuchten neuntägigen Embryo hinausliegt. Küttner (26) sagt hierüber:

> „Mit der Entwicklung der Lunge entstehen aus diesen Spindelzellen (des hohen Cylinderepithels) die verschiedensten Zellformen der Epithellage, die polyedrische, cylindrische, cubische, und Plattenform hängt ab von der grösseren oder geringeren Raumbeschränkung; die Zelle adaptiert sich dem Raume und wechselt, ihm entsprechend, ihre ursprüngliche Form und Grösse "

Bei diesem Sprossungsprozess ist also das Epithel das Wichtige; durch seine lokale Vermehrung werden die Sprossen in das darunter liegende Bindegewebe getrieben. Natürlich verhält sich das Bindewebe dabei nicht rein passiv, durch seine fortgesetzte Vermehrung folgt es nicht nur der allgemeinen Vergrösserung der Lunge, sondern es verdichtet sich auch überhaupt, wie wir bei zwei Stadien vom vierten und fünften Tage gesehen haben, wodurch sowohl Mesobronchus wie Sprossen sich relativ nur wenig auszudehnen vermögen und auf der Stufe von engen Kanälen verharren. Die Zellen platten sich hauptsächlich nach der Längsrichtung der Kanäle ab, während überall dorten, wo das Bindegewebe spärlich und locker, daher wenig widerstandsfähig, wie bei Reptilien und besonders Amphibien ist, sich die Epithelzellen nach zwei Richtungen ausdehnen; statt engen Kanälen erhalten wir dann, wie später gezeigt wird, mehr blasenförmige, weite Räume, die kaum noch an Kanäle erinnern.

Aus vorhergehendem ergiebt sich, dass das primäre Lungenbläschen am Ende des Bronchus keineswegs, wie Remak, Selenka, Balfour etc. angeben, die erste Anlage des abdominalen Luftsackes ist, sonst müsste ebenso jedes primäre Lungenbläschen, deren Zahl eine immer grössere wird, die Anlage eines Luftsackes sein; es ist nichs weiter wie die charakteristische Art der Verlängerung des Mesobronchus.

Die weitere Entwicklung der Lunge vom siebenten Tage an geht in den beschriebenen Bahnen vor sich. Sie nimmt in jeder Richtung an Grösse zu. Der Mesobronchus durchzieht als einheitliches Rohr unter Abgabe immer weiterer, seitlicher Aeste

die ganze Lunge bis an ihr distales Ende. Dabei ist von einer Zwei-Teilung, wie sie Baer annimmt, keine Spur, sondern er durchzieht ungeteilt die ganze Lunge, während der ventrale Seitenast, der zum hinteren diaphragmatischen Luftsack geht, und den Baer als einen Teil des Hauptbronchus auffasst, als Seitenknospen an letzterem entsteht, wie auch Zumbusch angiebt (46).

Fig. 9 und 10, Taf. XXXI, sind möglichst getreue, microsc. Zeichnungen nach einer aufgehellten Lunge am Ende des achten Tages. Sie zeigt im Kleinen die Verhältnisse der ausgewachsenen Lunge, jedoch fehlen ihr noch Alveoli. Die fünf Luftsäcke sind auch schon angelegt und zeigen alle Grade der Entwicklung, aus der auf das deutlichste hervorgeht, dass sie, entgegen Baer's (3) Ansicht, Ausstülpungen und daher direkte Fortsetzungen der Bronchen sind.

Der abd. und der vord. diaph. Luftsack ragen, als grössere Blasen, über die eigentliche Lunge heraus. Der erstere ist eine direkte Fortsetzung des Mesobronchus in das Bindegewebe und zeigt ganz gleiche Form und Verhältnisse wie er. Thatsächlich ist er auch gar nichts anderes wie das primäre Lungenbläschen des Mesobronchusendes, das in ein Bindegewebe hineinragt, welches viel dünner ist wie das Lungengewebe selbst, und wie ein breiter Saum den distalen und medialen Rand der Lunge umgiebt. Dieses dünne Bindegewebe bietet wenig Widerstand und so kann sich das, ausserhalb der Lunge gelegene Lungenbläschen immer mehr ausdehnen und wird allmählich, unter Verdünnung seiner Wand und Abflachung seines Epithels zum grossen abd. Luftsacke. Das Gleiche is der Fall mit dem, auf der Abbildung schon relat. grossen, vord. diaphrag. Luftsack, der die Erweiterung des Endes eines Bronchus zweiter Ordnung ist. Die übrigen drei Luftsäcke zeigen alle Grade der Entwicklung.

Der claviculare Luftsack hat noch ganz die, jedem primitiven Lungenbläschen eigentümliche, kolbige Gestalt, mit der verdickten Epithelauskleidung, ist aber noch nicht über die eigentliche Lungenwand hervorgetreten.

Der cervikale Luftsack hingegen tritt über diese schon hinaus, zeigt aber noch keine auffallende Erweiterung und Vergrösserung, im Verhältniss zu den übrigen Bronchioli, während

Der hintere, diaphragmatische Luftsack sich bereits durch bedeutende Weite auszeichnet.

Wie früher gesagt, besitzt das Huhn in jeder Lunge fünf Luftsäcke, während bei andern Vögeln die Zahl der Luftsäcke zwischen vier und elf variiert. Sie sind stets Endigungen der Bronchen und unterscheiden sich in nichts, bei ihrer Anlage, von primären Lungenbläschen. Daher darf die kaum anfechtbare

Vermutung ausgesprochen werden, dass jeder Bronchus die Fähigkeit besitzt, sich an seinem Ende, durch besonders starkes Wachstum, zu einem Luftsack zu erweitern, wenn er in eine Bindegewebslage gelangt, die ihm keinen zu grossen Widerstand entgegensetzt.

Zusammenfassung der Befunde bei Vögeln (resp. Hühnchen).

I. Die Lunge ist eine Ausstülpung des Vorderdarmes; ihr Kanalsystem entsteht ausschliesslich durch den Prozess der Knospung.

II. Der Hauptkanal oder Mesobronchus, die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus, wächst an seinem Ende ungeteilt fort und giebt dabei, durch Knospung, Seitenzweige ab, welche ihrerseits wieder durch Knospung sich verzweigen.

III. Das primäre Lungenbläschen ist die typische Entstehungs- und Wachstumsform eines jeden Bronchus, einerlei welchen Grades.

IV. Die primären Lungenbläschen sind mit, für diese typischem, hohen Cylinderepithel ausgekleidet, das sich im Hals gegen das Lumen des Bronchus zu allmählich abplattet.

V. Die Abplattung des Epithels der Lunge schreitet immer weiter vor, bis sich schliesslich, in der ausgewachsenen Lunge, alle Uebergänge zum Plattenepithel der Alveoli finden, welch letzteres sich continuierlich aus dem hohen Cylinderepithel entwickelt hat.

VI. Jeder Bronchus besitzt die Fähigkeit, sich durch starke Vergrösserung seines Endes zu einem Luftsack zu entwickeln. Dieser unterscheidet sich in seiner Anlage und Entwicklung keineswegs von einem primären Lungenbläschen.

Da die Untersuchung der Vogellunge nicht das erwartete Resultat ergab, war zu vermuten, dass sich bei den Reptilien Uebergangsformen finden würden, zwischen der Bildungsweise der Lunge von Amphibien einerseits, von Vögeln andererseits. Die Reptilien bieten ja in mehrfacher Hinsicht Uebergangs-

formen von den niederen zu den höheren Wirbeltieren. So sehr die ausgewachsene Lunge der niederen Reptilien (Lacertilier und Ophidier) und der Amphibien einerseits sich gleichen, so wenig ist dies der Fall für die Lungen der höheren Reptilien, Schildkröten und Crocodilier andererseits, die sich sehr den Vogellungen nähern. Während es sich bei ersteren um weite, dünnwandige Säcke handelt, von deren Wänden aus dünne Septen in das Innere vorspringen, besitzen letztere ein dichtes, von vielen Kanälen durchbohrtes Parenchym, das ein badeschwammartiges Aussehen hat, welches auffallend an die Vogel- und Säugerlunge erinnert.

Reptilien.

Ausgewachsene Lunge.

Meckel (28), E. Schulze (42), Stannius (43), zuletzt Miller (30) und Milani (29) geben ausführliche Beschreibungen der ausgewachsenen Reptilienlunge. Nach ihnen lässt sich verfolgen wie die, bei den niedersten Reptilien noch sehr einfache, direkt an die Amphibien anschliessende Lunge sich allmählich mehr und mehr kompliziert durch Vergrösserung ihrer Respirationsfläche. Dies geschieht, nach Stannius, durch maschige Vorragungen: „grössere Maschen schliessen kleinere und kleinste in grösserer Zahl ein. Diese Maschen sind Träger respiratorischer Gefässe.“ Ferner beginnt die Komplizierung immer proximal und schreitet distalwärts fort, so dass die Lunge im proximalen Teil oft eine ziemlich hohe Ausbildung zeigt, während sie distal mehr oder weniger zurückbleibt.

Der extrapulmonale Bronchus mündet bei den niederen Formen am proximalen Teil in die Lunge. Seine Eintrittsstelle wandert, bei den höheren Reptilien, allmählich distal und medialwärts und hat bei den Crocodiliern schon die Mitte der Lunge erreicht. Diese Verschiebung ist teils bewirkt durch grössere Ausdehnung des proximal gelegenen Lungenzipfels, teils durch tieferes, schräges Vordringen des Bronchus in die Lunge.

Am einfachsten ist die Lunge bei Hatteria und den Lacertiliern, welche dünnwandige, weite Säcke mit grossem centralen Hohlraum darstellen und mehr oder weniger weit ins Innerere vorspringende Septen, die Nischen und Crypten abgrenzen. Innerhalb dieser Ordnung finden sich jedoch auch Uebergänge zu höherer Entwicklung, so z. B. bei den Varaniden.

Bei den Ophidiern ist der vordere und mittlere Teil dieses centralen Hohlraumes schon sehr eingeengt durch in denselben vorspringende grössere und kleinere Septen. Der hintere Teil hingegen ist ein weiter Sack mit niederen Septen.

Die Chelonier und Crocodilier nehmen die höchste Stufe ein, und scheinen direkt den Uebergang zu den höheren Wirbeltierformen zu bilden. Ihre Lungen zeigen, nach Wiedersheim (45), ein fein verästeltes Bronchialsystem von röhrigem, maschigem, badeschwammartigem Gefüge.

Bevor ich zur Beschreibung der Entwicklung der Reptilienlunge übergehe, wie sie sich nach meinen Befunden ergibt, muss ich dreierlei vorausschicken.

1. Ich bezeichne als centralen Luftraum den mehr oder weniger weiten Hohlraum innerhalb der Lunge, in welchen der extrapulmonale Bronchus mündet, resp. sich fortsetzt.
2. Die an der Wand ins Innere vorspringenden kürzeren und längeren Leisten nenne ich, wie die übrigen Autoren, der Einfachheit halber Septen, wobei ich ausdrücklich bemerke, dass ich mit dieser Bezeichnung absolut nichts über die Genese dieser Gebilde aussage.
3. Die Bezeichnung Kammern gebrauche ich für die ganz grossen, Nischen und Crypten für die kleineren und kleinsten Abteilungen der Lunge und nicht, wie Milani, Kammern, Alveolen und Crypten. Er schreibt hierüber (S. 548): „die grösseren Nischen mögen Alveolen, die kleineren Crypten heissen.“ Diese Bezeichnung führt aber leicht zu der irrigen Annahme, dass diese Alveolen mit denen der Vögel und Säuger zu homologisieren sind, während dies eher der Fall wäre für die Crypten. Nach meiner Bezeichnung sind also die Crypten stets die letzten, kleinsten Räume der Lunge.

Lacertilier.

Anguis fragilis.

Ausgewachsene Lunge: assymmetrisch, die linke kleiner, mehr ein Anhang der rechten; letztere ein langer, schmaler Sack; „beide in ihrem ganzen Umfang und bis zu ihrem hinteren Ende zellig“ (Meckel 28) „im vorderen Teil ein grösseres Septum, das ungefähr parallel der dorsalen Lungenwand verläuft.“ (Milani 29.) Von vorn nach hinten nehmen die Nischen an Grösse zu und die Septen an Höhe ab.

Embryonale Lunge: Die Lunge eines 4 mm langen Embryo besteht aus zwei ungleich grossen Säckchen. Der Bronchus mündet medial im zweiten Längenviertel. Ein gleichmässiges Maschenwerk von mehr rundlichen Zellen, die ich vor-

läufig Ausbuchtungen nennen will, ist nach der Aufhellung sichtbar. Ein Längsschnitt (Fig. 11, Taf. XXXII) zeigt einen centralen Hohlraum, der in der Mitte am weitesten ist, proximal und distal allmählich an Weite abnimmt. Dieser Hohlraum besitzt regelmässige Ausbuchtungen, resp. kleine Septen, die proximal am grössten sind, distal immer niedriger werden und sich schliesslich ganz verlieren, so dass das Ende der Lunge ein glattes Rohr darstellt, das jedoch an seiner Spitze eine kleine Auftreibung zeigt, die sehr an das primäre Lungenbläschen am Mesobronchusende beim Hühnchen erinnert.

Das Epithel des centralen Hohlraumes ist ein Pflasterepithel — das der Ausbuchtungen ein anscheinend mehrschichtiges Cylinderepithel, welches distal, unterhalb der letzten Ausbuchtungen, auch noch an einigen Stellen angetroffen wird, ohne dass jedoch eine Ausbuchtung zu beobachten wäre. Das leicht erweiterte Ende des centralen Hohlraumes besitzt ebenfalls dieses Epithel.

Nun frägt es sich, wie beim Hühnchen — handelt es sich hier um ein bronchipetales, oder um ein bronchifugales Wachstum, d. h. ist durch Wucherung des Bindegewebes das Epithel des centralen Hohlraumes streckenweise in diesen vorgetrieben worden unter Bildung von Septen, — oder aber ist das Epithel des centralen Hohlraumes streckenweise lateral in die Lungenwand eingewachsen unter Verdünnung derselben. Das Resultat beider Prozesse ist das gleiche, die Bildung dieser Ausbuchtungen

Ein Querschnitt (Fig. 12, Taf. XXXII) dicht unterhalb der Einmündungsstelle des Bronchus zeigt ein dickwandiges Säckchen, aus dichtem Bindegewebe. Aussen befindet sich ein Plattenepithel, in der Mitte ein fast kreisrunder Kanal, der bei Prüfung der Schnitte, sich als die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus erweist. Er ist mit Pflasterepithel ausgekleidet und von einer Lage cirkulär verlaufender Muskelfasern umgeben. An der einen Seite besitzt er eine Ausbuchtung, in welcher das Cylinderepithel hoch und scheinbar mehrschichtig, die Muskelschicht unterbrochen ist. Auf einem Querschnitt, mehr in der Mitte der Lunge (Fig. 13), erhält man, statt einer Ausbuchtung, deren vier, die alle das gleiche Aussehen haben, nur dass sie um vieles grösser und tiefer sind Der centrale Kanal ist mehr erweitert, und dementsprechend die Wand des Säckchens dünner. Die

Muskellage um den Kanal und in den die Ausbuchtung trennenden Septen ist ziemlich stark. In diesen befindet sich meist ein Blutgefäss; trotzdem ist das Bindegewebe hier eher lockerer wie am Fundus der Bläschen. Die Untersuchung lehrt, dass sich letztere in nichts unterscheiden von dem Distalende des centralen Hohlraumes. Eine starke Vergrösserung dieses Distalendes (Fig. 14) zeigt, dass in dessen Fundus das anscheinend mehrschichtige Cylinderepithel, genau wie bei den primären Lungenbläschen des Hühnchens (Beschr. Seite 596), ein typisches hohes Cylinderepithel ist; auch die dunkeln Keilzellen fehlen nicht. Das Bindegewebe ist am dichtesten am Fundus, lockerer am Halsteil, seine Zellen am Fundus mehr abgeplattet, also auch genau wie beim Hühnchen. Ein Vergleich von Figur 13 und 14 mit Figur 3, 4 und 8 zeigt dies auf das deutlichste: es ist kaum ein Unterschied von prinzipieller Bedeutung zwischen beiden zu finden.

Die folgenden Stadien von 5,0, 5,25 und 7,0 cm zeigen in jeder Beziehung eine fortschreitende Entwicklung der Lunge. Sie ist bedeutend grösser geworden. Der centrale Hohlraum (Lgsschn. Fig. 15, Querschn. Fig. 16, Taf. XXXII) hat sich sehr erweitert und damit ist eine allmähliche Verdünnung der Wand Hand in Hand gegangen, eine Erscheinung, die schon bei ein und derselben Lunge (Fig. 12 und 13) aufgefallen ist, nämlich dass der zentrale Hohlraum auf Kosten der Wand sich vergrössert. Die Ausbuchtungen, resp. die Septen, die am distalen Ende der Lunge eines 5 cm langen Embryo noch fehlten, haben sich immer mehr ausgebreitet, bis auch dieses solche aufweist; sie sind tiefer und weiter, die Septen zwischen ihnen schlanker geworden. In die am meisten ausgebildeten Ausbuchtungen springen kleinere Septen vor, resp. erstere haben sich sekundär auch ausgebuchtet und werden zu den Nischen, letztere zu den Krypten der ausgebildeten Lunge. Das Gesamtbild dieser noch embryonalen Lunge entspricht schon sehr dem der ausgewachsenen Reptilien: dünnwandiger, häutiger Sack, von dessen Wand grössere und kleinere Septen in den grossen ventralen Hohlraum vorspringen und ein System von Nischen und Krypten begrenzen.

Untersuchen wir nun genauer Schnitte durch eine, in ihrer Entwicklung vorgeschritteneAusbuchtung (Fig. 17, Taf. XXXII), um

durch Vergleich mit Fig. 14 zu erfahren, was sich eigentlich verändert hat. Dieser Vergleich ergibt, dass das Lumen der Ausbuchtung sehr weit und tief geworden; ist Hand in Hand, damit hat sich in derselben das Epithel sehr abgeflacht. Nur im Fundus hat es noch eine gewisse, wenn auch im Vergleich zu früher sehr geringe Höhe beibehalten und zeigt ein Pflasterepithel. Gegen die Höhe des Septums wird es immer niedriger und schliesslich zu einem dünnen Plattenepithel, im Gegensatz zum hohen Cylinderepithel der primitiven Ausbuchtung. Die Keilzellen sind spärlicher, das Bindegewebe viel lockerer geworden und in den Septen keineswegs reichlicher. Diese sind an ihren Enden kolbig erweitert in Folge der starken, in ihnen cirkulär verlaufenden Muskelmassen. Im Halsteil befindet sich fast immer ein Blutgefäss.

Aus all diesem geht deutlich das Bestreben der Epithelzellen hervor, sich unter Erweiterung des Lumens und Zusammendrängen des Bindegewebes in der Fläche auszudehnen. Diese Abplattung ist im centralen Hohlraum bis zum Plattenepithel vorgeschritten, in der untersuchten, vorgeschrittenen Ausbuchtung hingegen erst bis zum Pflasterepithel. Das ganz gleiche Bestreben haben wir beim primären Lungenbläschen des Hühnchens beobachtet. Beim Hühnchen hingegen nahm die Masse des Bindegewebes mit dem Wachstum der Lunge zu und damit konnten sich sowohl der centrale Hohlraum wie die primären Lungenbläschen relativ nur wenig in ihrem Querdurchmesser ausweiten: aus ihnen wurden enge, lange Kanäle, zwischen welchen starke Bindegewebsmassen, d. h. dicke Septen, übrig blieben. Bei Anguis aber hält die Vermehrung der Masse des Bindewebes nicht Schritt mit dem Wachstum der Lunge — das Bindegewebe wird spärlich, locker, die Ausbuchtungen können sich daher nach allen Richtungen, auch in ihrem Querdurchmesser, stark ausdehnen und werden zu weiten Hohlräumen, die nur schmale Septen zwischen sich übrig lassen. Bei beiden ist nirgends in den Septen eine besondere Vermehrung und Anhäufung des Bindegewebes wahrzunehmen, eher das Gegenteil.

Aus den obigen Untersuchungen und Vergleich mit den entsprechenden Vorgängen beim Hühnchen geht hervor, mit gleicher Notwendigkeit wie bei letzteren, dass: 1. die Entwicklung der Lunge von Anguis sich ganz nach denselben Prinzipien ab-

spielt, wie beim Hühnchen, nämlich ausschliesslich durch den Prozess der Knospung. Bei beiden treibt der centrale Kanal, infolge starker lokaler Vermehrung seiner Epithelzellen, hohle Sprossen in das dicke Bindegewebe der Lungenwand. Daher müssen bei Anguis wie beim Hühnchen, die ersten Ausbuchtungen des centralen Kanales als primäre Lungenbläschen bezeichnet werden. Sie sind stets das primäre bei Bildung eines neuen Kanals.

Der beste Beweis, dass es sich bei Anguis tatsächlich um einen Knospungsprozess handelt, der sich in nichts von dem beim Hühnchen unterscheidet, liegt in den Befunden am Distalende einer jungen Lunge: hier befinden sich, unterhalb der letzten Ausbuchtungen (Fig. 11, Taf. XXXII), noch einige Stellen, wo eine deutliche Epithelverdickung wahrzunehmen ist: bei einigen hat die Einsenkung der Oberfläche schon begonnen, während die letzten diese noch vollständig entbehren — es handelt sich hier um die ersten Stadien von Knospenbildung.

2. Der grosse centrale Hohlraum ist die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus und, in Folge starker Erweiterung des intrapulmonalen Bronchus, der auf den ersten Stadien nur ein enges Rohr darstellt, entstanden. Somit entsprechen sich centraler Hohlraum bei Anguis und Mesobronchus beim Hühnchen. Die ersten Stadien der Lungenentwicklung von Anguis gleichen, nach Vorstehendem, denen von Hühnchen in auffallender Weise: bei beiden handelt es sich um ein dickwandiges, bindegewebiges Säckchen mit einem relativ engen, centralen, von Epithel ausgekleideten Hohlraum, der am Ende ein primäres Lungenbläschen, an den Seiten deren eine grössere Anzahl aufweist, die durch dicke Septen von einander getrennt sind. Je älter aber die Lungen von Anguis und Hühnchen werden und sich dem ausgebildeten Zustand nähern, je mehr verliert sich diese Aehnlichkeit. Im Gegensatz zur Lunge von Hühnchen sieht die von Anguis mehr und mehr wie ein weiter, dünnwandiger Sack aus, in dessen Lumen verschieden lange, dünne Septen vorspringen.

Wir sehen also, dass

3. bei der ausgebildeten Lunge von Anguis die Septenbildung eine vorgetäuschte ist.

Nun frägt es sich, wodurch diese Täuschung zustande kommt. Was ist der Grund des verschiedenen Entwicklungsverlaufes bei Hühnchen und Anguis?

Wir haben vorher konstatiert, dass beim Hühnchen die Vermehrung des Bindegewebes mindestens Schritt hält mit der Vergrösserung der Lunge — seine Masse also eher zunimmt Bei Anguis hingegen nimmt diese mehr und mehr ab, und damit auch der Widerstand des Bindegewebes. Früher sagte ich nun beim Hühnchen (S. 602), dass es, bei weniger grossem Widerstand des Bindegewebes, den Zellen der primären Lungenbläschen möglich wäre, sich nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in circulärer Richtung der auswachsenden Kanäle stark auszudehnen, wodurch letztere statt zu engen Kanälen zu ganz weiten, mehr blasigen Räumen würden, die kaum noch an Kanäle erinnern. Das ist der Fall bei Anguis und somit einer der Hauptunterschiede von der Vogellunge.

Aber noch ein weiterer Unterschied ist vorhanden: beim Hühnchen ist die Zahl der Sprossen, welche der Mesobronchus treibt, eine relativ geringe; bei Anguis hingegen eine ausserordentlich grosse, daher bei ersterem die zwischen den Sprossen übrig bleibenden Wandteile breit, bei Anguis schmal und schlank. Auch der centrale Hohlraum bei Anguis dehnt sich immer mehr aus auf Kosten der Wand, so dass schliesslich, aus dem dickwandigen Säckchen, ein dünnwandiger Sack wird, von dem aus schlanke Leisten in das grosse Lumen vorspringen, welche nur die Resten dieser Wände sind. So können wir den vorgehends aufgestellten drei Sätzen noch folgende beifügen:

4. Der Unterschied von der Hühnerlunge, in der Weiterentwicklung der Lunge von Anguis, beruht a) auf der geringen Masse des Bindegewebes, b) auf der bedeutend grösseren Zahl der vom centralen Hohlraum abgehenden Knospen.

Einen gewissen Beweis für Satz 4a liefert uns der abdominale Luftsack der Vögel. Er ist ja weiter nichts, wie das Ende des Mesobronchus, der sich, sobald die ihn umgebenden Bindegewebslagen einen geringen Widerstand bietet, kollosal ausdehnt unter Verdünnung seiner Wand.

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen bei Anguis sind also die Thatsache, dass es sich auch bei Anguis um:

1. den Prozess der Knospung handelt;
2. dass die Septenbildung eine vorgetäuschte und dass
3. die Masse des Bindegewebes ein so grosser Faktor im Verlauf der Entwicklung ist.

Die weiteren Untersuchungen bei Reptilien sollen zeigen,

ob die für Anguis gefundenen Gesetze allgemeine Geltung in dieser Tierklasse haben.

Gehyra oceanica.

Eine Beschreibung der ausgewachsenen Lunge dieser Geckoart fehlt noch, doch scheint sie, nach dem grössten, mir zur Verfügung stehenden Exemplar zu urteilen, grosse Aehnlichkeit mit Anguis zu haben, nur ist sie, der Körperform entsprechend, weniger lang, gedrungener, mit dichterem Maschenwerk und beide Lungen gleich gross.

Embryonale Lunge: Bei einem Embryo von 2,8 cm besteht die Lunge aus zwei symmetrischen, zu beiden Seiten des Magens gelegenen, gleich grossen Säckchen, in welche Medial, im oberen Drittel der Lunge, die mit Knorpelringen versehenen Bronchen eintreten. Bei Aufhellung sieht man ein feines Netzwerk von Gefässen. Hauptgefässe sind nicht unterscheidbar, da sie sich gleich in eine Anzahl kleinere Gefässe aufgelöst haben. Ein ziemlich weiter centraler Hohlraum (Fig. 18, Taf. XXXII) durchzieht das ganze Säckchen und ist mit regelmässigen Ausbuchtungen versehen, die am tiefsten proximal sind, distal immer mehr abnehmen und schliesslich ganz verschwinden. Das Ende des Hohlraums ist leicht erweitert und hat, ebenso wie alle Ausbuchtungen, hohes Cylinderepithel, während im Kanal selbst ein Pflasterepithel ist. Das Säckchen ist (Fig. 19, Taf. XXXII) sehr dickwandig, jedoch weniger dicht wie bei dem jüngsten Stadium von Anguis — man sieht zwischen den einzelnen Zellen noch Bindegewebsfasern. In den Septen findet sich ziemlich reichliche, circulär verlaufende Muskulatur. Fig. 20, Taf. XXXII ist eine starke Vergrösserung von zwei Ausbuchtungen des centralen Hohlraumes. Sie befinden sich am distalen Ende und sind deshalb wenig tief, das sie trennende Septum wenig hoch.

Vergleichen wir dieses Bild mit dem entsprechenden von Anguis (Fig. 14, Taf. XXXII), so sehen wir, dass der Unterschied lediglich in dem lockeren Bindegewebe, in den reichlicheren Muskelfasern und der grösseren Zahl der Keilzellen liegt, was wohl daher rührt, dass die ganze Lunge schon vorgeschrittener in ihrer Entwicklung ist, wie das jüngste Anguis stadium. Im übrigen entsprechen sich beide Lungen vollständig.

Ein etwas älteres Stadium von 3,2 cm zeigt (Fig. 22 und 21, Taf. XXXII), wie die Lunge sich in gleicher Weise, wie bei Anguis, sehr vergrössert hat und zu einem dünnwandigen Säckchen mit grossem centralem Hohlraum geworden ist. Die Ausbuchtungen haben sich sehr vertieft, ohne jedoch noch ihrerseits sekundäre Ausbuchtungen getrieben zu haben, und befinden sich nun auch am distalen Ende. Eine starke Vergrösserung einer solchen vorgeschrittenen Ausbuchtung (Fig. 23, Taf. XXXII) giebt ein gleiches Bild wie bei Anguis (Fig. 17, Taf. XXXII) und verweise ich auf die dortige Beschreibung. Hervorheben möchte ich noch, dass nur noch wenig Keilzellen vorhanden sind, hingegen eine sehr starke Muskulatur, deren Kerne eine täuschende Aehnlichkeit haben mit denen der Keilzellen. Sie ist stark abgegrenzt vom Bindegewebe und liegt meist dicht unter ihr ein Gefäss.

Die Lunge von Gehyra oceanica hat also, bis auf die äussere, dem Körperbau des Tieres entsprechende Form und die stärkere Entwicklung der Muskulatur, genau die gleiche Entwicklung wie bei Anguis, so dass auch hier die Lunge durch den Prozess der Sprossung gebildet wird und wir berechtigt sind, von primären Lungenbläschen zu sprechen, im selben Sinn wie beim Hühnchen. Das Resultat der Entwicklung ist ebenfalls das Gleiche: aus dem dickwandigen Säckchen ist ein dünnwandiger Sack geworden, von dessen Wand ins Innere dünne Septen vorspringen, welche nichts weiter sind, wie die übrig gebliebenen Wandteile zwischen den einzelnen Knospen des Hauptkanals. Die Septenbildung ist also auch hier eine vorgetäuschte und der Unterschied im Endresultat von dem beim Hühnchen liegt, wie bei Anguis, an der grossen Zahl der Knospen und an der Bindegewebsmasse, die im Anfang dicht, nachher dem weiteren Wachstum und der Ausdehnung der Lunge nicht mehr Schritt zu halten vermag, so dass eine starke Ausdehnung an Haupt- und Seitenkanälen möglich ist.

Im Folgenden werde ich nun nicht mehr von Ausbuchtungen, sondern gleich von primären Lungenbläschen sprechen.

Hatteria punctata.

Ausgewachsene Lunge: Dem Beispiel Milanis folgend, behandle ich die Hatteria-Lunge bei den Lacertiliern, da sie sich eng an diese anschliesst. Nach seiner Beschreibung geht die

Trachea unmittelbar mit zwei Bronchialöffnungen in die Lunge über, deren Aussenwand buckelartige Auftreibungen zeigt. Der von der Eintrittsstelle der Luftwege kopfwärts gerichtete Zipfel ist wohl entwickelt. Der weite, dünnhäutige Sack ist auch bis zu seinem hintersten Ende mit Nischen (Milanis Alveolen) und Crypten bedeckt. Es sind somit sehr primitive Verhältnisse, die fast ganz denen von Anguis entsprechen.

Embryonale Lunge: Da die drei untersuchten Lungen schon aus dem Embryo herauspräpariert waren, kann ich nur ihre Länge, nicht die des Embryo, angeben.

Die jüngsten Lungen von 0,3 cm, sind zwei symmetrisch zum Darm gelegene, distal spitz zulaufende, nahezu gleich grosse Säckchen. Sie liegen dicht neben einander, so dass es nicht zur Bildung eines eigentlichen Bronchus kommt, sondern die Trachea direkt in die Lunge, etwas unterhalb ihrer Spitze, übergeht. Bei durchfallendem Licht sieht man (Fig. 7, Taf. XXX), wie der intrapulmonale Bronchus in dem proximal gerichteten Zipfel des dicken, bindegewebigen Säckchens eine Knospe entsendet, dann die ganze Lunge durchzieht, unter Abgabe von Knospen, die nur am distalen Ende noch fehlen. Querschnitte geben gleiche Bilder wie bei Anguis (Fig. 24, Taf. XXXII). Bei der nächsten Lunge von 0,4 cm sind die primären Lungenbläschen, auch dasjenige des proximalen Zipfels, schon zu Nischen geworden und haben ihrerseits wieder Knospen, die zukünftigen Crypten, getrieben.

Das letzte Stadium von 0,55 cm hat fast das Aussehen einer ausgewachsenen Lunge: dünnwandiger Sack, mit schlanken, an ihren Enden kolbig erweiterten, mit Blutgefässen und Muskulatur versehenen Septen (Fig. 27, Taf. XXXII), welche Nischen und Crypten begrenzen.

Lacerta muralis und vivipara.

Ausgewachsene Lunge: Bronchen, nach Milanis Beschreibung, kurz; im Innern der Lunge, auf der Ventralseite, einige grössere Nischen, deren Zahl 14 bis 15 beträgt. Sie setzen sich in den vorderen, zugespitzten Teil der Lunge fort; die sie bildenden Septen stehen nahezu senkrecht zur Längsaxe der Lunge; zwischen und auf ihnen befinden sich kleinere Septen, welche die Nischen ihrerseits in Crypten einteilen.

Embryonale Lunge: Es wurden vier Embryonen, zwei von Lacerta muralis (2.0 und 3.5 cm), zwei von Lacerta vivipara (4.5 und 5.5 cm) untersucht, wobei sich zeigte, dass die Entwicklung ähnlich verläuft wie bei den bisher untersuchten Reptilien. Anfangs (2.0 cm) ist die Lunge ein dickwandiges Säckchen, in welches der Bronchus etwas unterhalb der ventral gelegenen Spitze, in die er die erste Knospe entsendet, eintritt und wenig erweitert bis zu ihrem distalen Ende vordringt (Fig. 28, Taf. XXXII). Unterhalb der ersten Knospe, also ventral, folgen die weiteren Knospen, die schon ziemlich weit in ihrer Entwicklung fortgeschritten sind, bis die dorsalen Knospen angelegt werden. Die Anlage der letzteren findet also zu einer Zeit statt, wo die dorsale Lungenwand schon ziemlich verdünnt ist, durch Ausdehnung des centralen Hohlraumes, während die ventralen Knospen in eine noch dicke Wand hineingewachsen sind, in die sie immer weiter vordringen (Stadium 3.5 cm) und schliesslich zu den grossen ventralen Nischen (Fig. 29, Taf. XXXII) werden, zwischen welchen, von der ursprünglichen Wand, nur noch lange dünne Septen übrig bleiben, wie wir sie in dieser Länge bisher noch nicht beobachtet haben. Es sind bei letzterem Stadium schon elf Nischen vorhanden, die distal immer kleiner werden, so dass die letzte noch ganz auf der Stufe eines primären Lungenbläschens steht, wodurch auf das deutlichste hervorgeht, dass sie thatsächlich durch Sprossung des centralen Hohlraumes entstanden sind. Die Nischen haben ihrerseits sekundäre Knospen (Fig. 31, Taf. XXXII) getrieben, die alle Entwicklungsgrade zeigen. Die Muskulatur ist stark und verläuft zirkulär um die Nischen (Fig. 30, Taf. XXXII).

Die zwei älteren Stadien (Lacerta vivipara) zeigen, dass sich die ganze Lunge unter Verdünnung ihrer Wand sehr vergrössert, die Muskulatur ausserordentlich verstärkt hat und die Nischen und Crypten sehr vertieft sind, so dass Schnitte (Fig. 32, Taf. XXXII) ein ziemlich wirres Bild von grossen und kleinen Lücken geben, je nach dem beide getroffen sind.

Infolge der starken Entwicklung der Muskulatur muss angenommen werden, dass die Septen auch etwas nach innen zu verlängert werden, ein Vorgang, der jedoch von wenig Bedeutung ist im Vergleich zum Hauptprozess, bei dem die Lungenwand

nach aussen getrieben wird, wobei gewisse Punkte dieser Ausweitung widerstehen, zurückbleiben und so zu den Septen werden.

Nach Vorgehendem hat die Lacerta-Lunge eine etwas höhere Entwicklung erreicht wie die von Anguis, Gehyra und Hatteria, denn die ventrale Hälfte des centralen Hohlraums hat sich hier in seiner Gesamtheit relativ wenig ausdehnen können durch die sehr frühe Anlage der primären Lungenbläschen. Diese hinwieder haben sich dementsprechend um so mehr und tiefer entwickelt, ein System sehr langer Septen, die Wandreste, zwischen sich stehen lassend, wodurch die Lunge schon ein ziemlich schwammiges Aussehen erlangt hat.

Bei den nachfolgenden Untersuchungen an Schildkröten und Crocodiliern wird sich zeigen, dass bei diesen, auf dem gleichen Wege, ein noch grösserer Fortschritt erlangt wird. Der centrale Hohlraum dehnt sich nun in seiner Gesamtheit nur wenig aus und bleibt auf der Stufe eines schmalen Kanales; die Septen werden dementsprechend von ausserordentlicher Länge.

Schildkröten.

Emys lutaria.

Ausgewachsene Lunge: Der Bronchus tritt im Beginn des zweiten Längenfünftels medial in die Lunge ein: „Jeder Bronchus ist, nach Stannius (43), in den Hohlraum seiner Lunge fortgesetzt und erstreckt sich gewöhnlich bis zur Endtasche derselben; diese innerhalb der Lunge fortgesetzte Strecke des Bronchus ist durch Knorpel gestützt. . . . sie ist von zahlreichen, unregelmässig gestellten Ostia durchbrochen, die von knorpeligen Säumen begrenzt und Eingänge in einzelne, durch Septen von einander geschiedene, weite Taschen der Lunge sind. An ihren Innenwänden springen weitere Maschen vor, welche engere zellenähnliche Maschen umgrenzen."

Aehnlich schreiben Owen und Schulze. Nach Wiedersheim (45) hingegen „senkt sich der Bronchus in das Lungeninnere hinein und lässt sich unter beharrlicher Abgabe von Seitenbronchen und unter Beibehaltung seines Knorpelgerüstes durch das ganze Organ hindurch bis zu seinem Hinter-

rande verfolgen." „So ist also aus der sehr einfachen Amphibien- und Lacertielier-Lunge ein sehr kompliziertes, aus einem Röhrensystem bestehendes Organ geworden." „Die einzelnen Röhren führen in ebenso viele, durch Septen von einander abgekammerte Säcke oder Räume der Lunge." „Daraus ergibt sich ein maschiges, wabiges Gefüge, und indem von der Innenwand eines jeden Hohlraumes wieder sec. und tert. Maschen vorspringen, erhält das Ganze ein geradezu spongiöses Aussehen."

Nach Milani (29) hingegen, endet der Bronchus, der nach Eintritt in die Lungen erst ein Stück weit in gerader Richtung gegen die Dorsalwand verläuft, um dann mit einem Bogen nach hinten sich zu wenden, „etwa mit Beginn des vierten Fünftels." „In unmittelbarer Verbindung mit ihm steht die Endkammer in die er endigt, ausläuft, und die zwei Fünftel der Lunge umfasst." „Der Bronchus ist von sechs grossen, ovalen Oeffnungen durchbrochen. Diese liegen zu je dreien auf der lateralen und auf der medialen Seite in gleichen Abständen, hintereinander. Sie sind regelmässig angeordnet derart, dass einer Oeffnung der einen Seite ein Stück geschlossenen Rohres auf der anderen Seite entspringt. Durch diese Oeffnungen gelangt man in verschiedene von den Kammern, in die der Lungenhohlraum zerfällt."

„Das Lumen der Lunge wird von einer Anzahl von Scheidewänden durchzogen; davon laufen drei mit der Längsaxe des Organs parallel = Langswände, während die übrigen dazu mehr oder weniger senkrecht stehen = Querwände."

Wie schon in der Einleitung erwähnt, macht Milani die Erklärung der Entstehung der Längswände, nach seiner Theorie der Septenbildung, die grössten Schwierigkeiten. Ich gebe seine Erklärung wörtlich wieder (29, S. 126 und f.),

„Bevor ich zeige, wie aus einer Lacertilier-Lunge wirklich eine Emys-Lunge hat werden können, muss ich einer Eigentümlichkeit gewisser Lacertilier-Lungen gedenken; es kommt bei diesen, da wo Septen vorhanden sind, zuweilen vor, dass zwischen zwei in Cranio caudaler Richtung benachbarten Septen eine Wand auftritt, die parallel zur Mittelebene der Lunge läuft, so dass die Nische, die durch die beiden Septen gebildet wird, in zwei Abteilungen getrennt wird. Treten solche Wände zwischen allen Septen einer und derselben Seite auf, so entstehen dadurch aus einer Reihe von Nischen deren zwei, die neben einander liegen.

Nehmen wir an, auch in der Lunge, aus der sich die Emys-Lunge entwickelt haben soll, seien derartige Wände aufgetreten, und zwar zwischen je zwei Septen der medialen Seite, dagegen auf der lateralen Seite nicht, so wäre auf der lateralen Seite eine Nischenreihe gebildet worden und auf der medialen Seite deren zwei, die in der dorsoventralen Richtung über einander liegen.

Nun haben wir bei den Lacertalungen konstatiert, dass mit fortschreitender Complication der Lunge, d. h. mit der Vergrösserung der Septen, in der Regel eine Entfaltung des Alveolenbezuges eintritt. Wenden wir diese Erfahrung auf den vorliegenden Fall an, so können wir uns ohne Schwierigkeit (!) erklären, wie zwischen den (zu Querwänden gewordenen) Septen Wandstücke entstehen konnten, die parallel der Längsaxe der Lunge verlaufen, meine Längswände, und wie damit aus den zu Säcken gewordenen Nischen die lateralen, ventralen und dorsalen Kammern gebildet werden konnten, d. h. wie im Anschluss an die Bronchusöffnung ein in der Lunge von vorne nach hinten verlaufender, enger, centraler Kanal zu Stande kommen konnte, in dessen Wand sich Oeffnungen befanden, die in die zu Kammern gewordenen Säcke hineinführen.

In ganz ähnlicher Weise waren ja auch in der Varanus-Lunge durch Vergrösserung der Septen und Fortbildung des Alveolenzuges die Nischen zu Säcken und Gängen und der Binnenraum der Lunge zu einem in der Verlängerung des Bronchus gelegenen Rohres reduziert werden.

Nun habe ich für die Lacertilier festgestellt, dass mit der Komplikation ihrer Lunge, d. h. mit der Entstehung und Vergrösserung und Vermehrung ihrer Septen und der Entfaltung des Alveolenbezuges, eine fortschreitende Entwicklung des Bronchus parallel gelaufen ist derart, dass bei den einfachsten Formen die Trachea bloss mit zwei Bronchialöffnungen in die Lunge übergeht, dass dann mit der ersten Komplikation der Lunge extrapulmonale Bronchen auftreten, zunächst kurze, die in dem Mass länger werden, wie die Lunge komplizierter wird, und dass sie sich endlich, bei den kompliziertesten Formen, in die Lunge hinein fortsetzen.

Sollte dieses Gesetz, im Besonderen soweit es die Fortsetzung des Bronchus in die Lunge betrifft, auch bei der Entwicklung der Chelonierlunge zur Geltung gekommen sein, wie wir es wohl erwarten dürfen, so muss sich auch der eben geschilderte Entwicklungsgang der Emys-Lunge damit in Uebereinstimmung bringen lassen. Und das ist nicht nur möglich, der geschilderte Entwicklungsgang wird vielmehr durch jenes Gesetz geradezu bedingt: wir können uns nämlich das Gebilde in der Emys-Lunge, das ich als intrapulmonalen Bronchus bezeichnet habe, kaum zu Stande gekommen denken, wenn wir nicht annehmen, dass zunächst der erwähnte centrale Kanal gebildet worden sei, in dessen Wand vom extrapulmonalen Bronchus her Knorpelstücke einrücken konnten. Für die Entstehungsweise wieder dürfte kaum eine andere Erklärung zu finden sein, als die, die ich vorhin gegeben habe.

Die kleineren Septen, die in den lateralen Kammern und in der Endkammer der Emys-Lunge auftreten sind naturgemäss ebenso aus Alveolenwände entstanden, wie ursprünglich auch die Septen aus denen die Querwände hervorgegangen sind.

Weiter schreibt er: „Eine Vervollkommnung müssen wir wohl so entstanden denken, dass durch die fortschreitende Entfaltung des Alvoelenbezuges die Oeffnungen des Bronchus noch weiter eingeengt werden, wodurch bei gleichzeitiger weiterer Knorpelbildung dessen Wand an Ausdehnung gewinnen muss."

Aus diesen Ausführungen geht hervor:

1. dass die Endkammer ein anderes Gebilde ist wie der Bronchus.

2. Dass die Querwände von der Wand stammende, aus bronchipetal wachsenden kleinen Septen hervorgegangene grosse Septen sind.

3. Dass jede Längswand aus einer Anzahl getrennt übereinander entstandener, sich gegen das Centrum zu verlängernde Septen gebildet wird. Die Längswände wachsen sich entgegen und engen, zusammen mit den Querwänden, schiesslich den centralen Hohlraum zu einem schmalen, mit Oeffnungen versehenen Kanal sekundär ein.

4. Dass dadurch, das Knorpel in diesem Kanal vom extrapulmonalen Bronchus her sich ausbildet, ersterer in die Lunge hinein verlängert wird, und soweit wie dieser reicht.

Also sind, und das ist hierbei das Wichtige, Längswände, Querwände und der enge centrale Kanal mit dem intrapulmonalen Bronchus nach Milani lauter sekundäre Bildungen, und das Wachstum des Septensystemes der Lunge erfolgt in bronchipetaler Richtung von der Peripherie nach der Lungenmitte zu.

Für die weiteren Ausführungen sei auf den Autor selbt verwiesen.

Im Folgenden wird untersucht, inwieweit die Entwicklungsgeschichte Milanis Hypothesen bestätigt.

Embryonale Lunge: Die Lungen der drei jüngsten untersuchten Stadien von 0,8—1,2 cm konnten wegen der Kleinheit und Brüchigkeit des ohnehin schwer zu handhabenden Objekts nicht herauspräpariert werden, so dass Uebersichtsbilder fehlen. Längsschnitte zeigen, dass es sieh um ein sehr dickwandiges Säckchen von nicht sehr dichtem Bindegewebe handelt. (Fig. 33 und 34, Taf. XXXII). Der extrapulmonale Bronchus tritt, mit hohem Cylinderepithel ausgekleidet, medial, etwas unterhalb der Spitze, in die Lunge ein, dringt in horizontaler Richtung

dorsalwärts vor und gibt, von seiner proximalen Wand, eine Sprosse lateralwärts ab, biegt dann caudalwärts um und geht in senkrechtem Verlauf bis an das distale Ende des Lungensäckchens, ein durchaus einheitliches Gebilde. Nachdem die erste Knospe, die zur ersten grossen Lateralkammer (L_1) wird, schon eine gewisse Grösse erreicht hat, gibt der intrapulmonale Bronchus, direkt unter dieser, lateral eine zweite Knospe, die Anlage von L_2 ab. Die Stadien waren nicht jung genug um sicher die Reihenfolge der Entstehung der Knospen festzustellen. Nach der Grösse zu urteilen scheinen nun, dicht bei L_1, zwei Knospen von der proximalen Wand des horizontalen Bronchus abzugehen, die zur ersten Ventral- und ersten Dorsalkammer (V_1 und D_1) werden (Fig. 34, Taf. XXXII). Alle drei (V_1 L_1 D_1) fand ich stets in direkter Kommunikation mit dem Bronchus, somit alle drei Knospen des letzteren, während nach Milani V_1 und D_1 nur mit L_1 in Verbindung stehen sollen. Es folgen nun, nach einander, L_3, dann V_2 und D_2, V_3 und D_3, V_4 und D_4, welche nun nicht mehr vom horizontalen, sondern vom längsverlaufenden Bronchus abgehen, und zwar jeweils von der Medialseite und zwar so dicht nebeneinander, dass es fast den Eindruck einer einzigen Oeffnung macht. Dieser Eindruck wird noch erhöht durch die zunehmende Verdünnung der trennenden Wand, besonders im Vergleich mit der lateral ganz für sich liegenden Oeffnung der Lateralkammern (Schema III der Taf. XXX); dies erklärt, dass Milani, der die Entwicklung und überhaupt die Entstehung der Kammern nicht kannte, und sich nach seiner Theorie der Septenbildung ein unzutreffendes Bild derselben machte, diese doppelten als einfache Oeffnungen betrachtete, und sechs statt elf Oeffnungen im Bronchus zählte. Die Abgangsstellen der Lateralkammern liegen mehr cranialwärts, als die der entsprechenden D- und V-Kammern, so dass den zwei Oeffnungen der einen Seite ein Wandstück der anderen entspricht.

Man kann auf das Schönste Anlage und Wachstum jeder einzelnen Knospe verfolgen — alle Stadien des Knospungsprozesses sind vorhanden von der einfachen Epithelverdickung an, so dass kein Zweifel möglich ist, dass es sich thatsächlich um diesen handelt —. Auf den nächsten Stadien von 1,3 und 1,6 cm ist die ganze Lunge grösser geworden — der intrapulmonale Bronchus hat sich etwas, sein Endteil hingegen sehr stark erweitert, wodurch

er zur Endkammer (E-K) geworden ist, die also nicht ein neues, an den intrapulmonalen Bronchus sich anschliessendes Gebilde ist, sondern dieser selbst in starker Erweiterung.

Die Lunge zeigt ein dichtes Netzwerk (Fig. 35, Taf. XXXII) von grösseren und kleineren Maschen, sowie buckelartige Auftreibungen ihrer Oberfläche — diese Auftreibungen entsprechen den nun kollossal erweiterten Kammern, die ihrerseits wieder Knospen getrieben haben, welche zu den Nischen (Fig. 36 und 37. Taf. XXXII) geworden sind, die ebenfalls Knospen aufweisen — den zukünftigen Crypten. Mit der Endkammer sind nun zwölf Kammern vorhanden (4 V, 4 D, 3 L, 1 E-K), von denen die zuerst angelegten, lateralen Kammern die grössten sind. Durch die kolossale Ausdehnung der Kammern sind die, zwischen ihnen übrig gebliebenen Teile der Lungenwände immer schmäler und dünner geworden und scheinen nun, als lange Septen, von der Wand her bronchipetalwärts in den Lungenhohlraum vorgewachsen zu sein. Sie werden zu den grossen Septen Milanis und zwar sind die Septen, welche die einzelnen Etagen in craniocaudaler Richtung trennen, Milanis Quer- die Septen zwischen den einzelnen Kammern jeder Etage Milanis Längswände, und da die Kammern der einzelnen Etagen in ihrer Lage miteinander korrespondieren so fallen auch die entsprechenden Längswände zusammen und bilden drei grosse, die Lunge in craniocaudaler Richtung durchziehende Scheidewände. Diese sind:

1 Dorsalwand, (zwischen dorsaler Bronchus- und dorsaler Lungenwand von Milani mit i bezeichnet) . . . D || L
1 Ventralwand (zwischen ventraler Bronchus- und ventraler Lungenwand von Milani mit h bezeichnet) . . . V || L
1 Medialwand (zwischen medialer Bronchus- und medialer Lungenwand von Milani mit k bezeichnet) . . . V || D

Querwände sind ebenfalls drei vorhanden zwischen Etage 1 und Etage 2 und Etage 3 und Endkammer

Und Oeffnungen sind 11 vorhanden und zwar:

getrennt: 2 laterale
3 ventrale
3 dorsale
} nahe an die Medialseite gerückt

Alle 3 dicht beieinander: 1 ventrale, 1 laterale, 1 dorsale

Aus Vorgehendem ergibt sich, dass die Succession der Bildungen in der Lunge die umgekehrte, wie die von Milani angenommene, ist. Nach ihm kommt erst nach Bildung der kleinsten Septen, die Bildung der grösseren zu Stande, und zu allerletzt wird sekundär der centrale Kanal durch bronchipetal fortschreitende Verlängerung der grössten Septen gebildet, während thatsächlich, wie embryonale Untersuchungen zeigen, der centrale Kanal das Primäre, zu allererst vorhandene ist und in seinem ganzen Verlauf inclusive Endkammer, ein einheitliches Gebilde ist. Primäre Bildungen sind ferner auch die grossen Septen, die zu allererst entstehen, während die kleinen Septen, welche durch die Crypten gebildet werden, in allerletzter Linie kommen. Die Schemata (Taf. XXX, Fig. 3 a, b, c, d) erläutern die Entwicklung der Emyslunge.

Es hat also, wie bei den Lacertiliern und wie beim Hühnchen, der Bronchus in das früher compacte Lungensäckchen durch Sprossung ein ganzes System von Kanälen getrieben, die sich allein durch ihre grosse Weite und ihre dünne Wand von denen beim Hühnchen unterscheiden. Wie bei letzterm haben wir einen Bronchus I. Ordnung = intrapulmonaler Bronchus, ferner Bronchi II. Ordnung = Kammern, Bronchi III. Ordnung = Nischen und schliesslich die Crypten, welche den Alveolen in der ausgewachsenen Hühnchenlunge entsprechen. Will man die Homologisierung weiter treiben, so lässt sich auch die terminale Erweiterung des Bronchus, die Endkammer, mit dem abdominalen Luftsack der Vögel vergleichen.

Die Emyslunge weist in ihrer ganzen Entwicklung einen Forschritt auf im Vergleich zu den Lacertiliern. Sie nähert sich dadurch schon sehr den Vögeln, dass die Zahl der vom intrapulmonalen Bronchus abgehenden Knospen sehr vermindert ist; sie unterscheiden sich noch von ihnen durch die bedeutende Weite sowohl des centralen Kanales wie auch aller übrigen Räume (Kammern, Nischen, Crypten). Bei den Crocodiliern findet eine noch grössere Annäherung an die Vögel statt, indem zu

der geringen Zahl der Knospen auch noch die geringe Weite der einzelnen Räume kommt.

Crocodilier.

Crocodilus bip.

Ausgewachsene Lunge: Nach Milani (29) stellen sich die Crocodilierlungen als zwei annähernd gleich grosse, eiförmige Säcke dar, die äusserlich grössere und kleinere buckelartige Auftreibungen erkennen lassen. Ihr vorderer Abschnitt läuft in einen mässig langen, stumpf-spitzigen Zipfel aus. Die Eintrittsstelle des Bronchus hat eine noch weitere distale Verschiebung erfahren, wie bei den Lacertiliern und Schildkröten. „Jeder Bronchus setzt sich eine Strecke weit in das Innere seiner Lunge hinein fort, dabei stellt er sich als ein Rohr von rundlichem Umfang dar . . . Seine Wand ist von einer grösseren Zahl von Oeffnungen durchbohrt . . . durch welche man in Gänge gelangt, die, die Lunge durchziehend, sich gegen deren Wand hin begeben. An den intrapulmonalen Bronchus schliesst sich nach hinten ein Rohr an . . . . das zunächst in der Verlängerung des Bronchus verläuft," dann zwei Bogen bildet . . . . „und im hintersten Abschnitt der Lunge als sackartiger Gang endet."

Die Wand des Rohres enthält keine Knorpelstücke und ist von zahlreichen grossen und kleinen Oeffnungen durchbohrt, welche ebenfalls in mehr oder weniger lange Gänge führen. Von diesen gehen Gänge II. Ordnung, dann III. Ordnung u. s. w. ab. In den Wandungen der drei vordersten, vom Bronchus abgehenden Gänge setzen sich von diesem aus Knorpelstücke in sie fort.

Milani erklärte die Komplizierung der Crocodilierlunge genau wie bei den Cheloniern, durch Verlängerung der von den Lungenwänden aus in den centralen Hohlraum vorwachsenden Längs- und Quersepten. Ferner schreibt er:

„Nehmen wir an, dass mit dem Wachstum dieser Septe die Entfaltung des Alveolenbezuges gleichen Schritt gehalten habe, so mussten naturgemäss die von den Septen gebildeten Nischen zu Gängen eingeengt werden . . . . und konnten gleichzeitig die (dem Lungeninnern zugewandten) Oeffnungen der Gänge stark eingeengt werden, so dass zwischen den Gängen

ein enger centraler Kanal entstehen musste der, vorne an der Eintrittsstelle des Bronchus beginnend, die Lunge von vorne nach hinten durchzog und in dem sich Oeffnungen befanden, die in die verschiedenen Gänge hineinführen."

Aus diesen Ausführungen geht hervor, dass für Milani, zu der schwierigen Erklärung der Entstehung von Längswänden und intrapulmonalen Bronchus bei den Cheloniern, die weitere Schwierigkeit bei den Crocodiliern hinzukommt, die Erklärung zu finden für die „Einengung" der Nischen zu Gängen, und die Enstehung des, an den intrapulmonalen Bronchus sich anschliessenden „Rohres." Der einzige Grund warum er den einen Teil, den proximalen des Hauptkanals als Bronchus bezeichnet, und den andern, im direkten Gegensatz dazu, als „Rohr", scheint in dem Vorhandensein oder Fehlen von Knorpelstücken zu liegen. So schreibt er, (29, Seite 586) bei den Lacertiliern: „Durch noch weiter gesteigerte Fortbildung der Septen und ihres Alveolenbezuges wird der Lungenhohlraum auf einen in der Verlängerung des Bronchus liegenden Gang reduziert, der sich durch den Mangel an Knorpel als etwas vom Bronchus wesentlich verschiedenes erweist." Daraus eine verschiedene Genese der zwei Kanalteile, von denen der eine eine primäre Bildung, durch direktes Einwachsen des Bronchus wäre, der andere eine sekundäre, durch Einengung des Lungenhohlraumes, scheint ziemlich willkürlich, eine andere Erklärung liess sich aber schwer finden, wenn der Prozess der Septenbildung, wie dies von Milani geschehen, zur Grundlage der Entwicklung des intrapulmonalen Kanalsystems gemacht wird.

Embryonale Lunge: Aus den Untersuchungen von zwei Exemplaren von Crocodilus, wovon das eine, Crocodilus biporcat, von 6 cm, in Querschnitte zerlegt wurde, das zweite, von 10,3 cm, wahrscheinlich Crocodilus madagascarensis, niloticus, in Quer- und Längsschnitte, ergibt sich, ohne allen Zweifel, dass, ganz wie bei Cheloniern, die Entwicklung und Komplizierung der Lunge genau den umgekehrten Weg einschlägt, wie Milani annimmt.

Eine Querschnittserie durch die Lunge des 6 cm langen Embryo zeigt, wie der entrapulmonale Bronchus als enges Rohr, an der medialen Seite, ungefähr in der Mitte der Lungenlänge, in das sehr dicke bindegewebige Säckchen ein, und bis an sein

distales Ende vordringt. Dieses von Pflasterepithel ausgekleidete Rohr giebt, durch Sprossenbildung, eine Anzahl Knospen ab, von denen auf (Fig. 38, Taf. XXXIII) drei zu suchen sind, eine dorsale, eine ventrale und eine laterale. Die punktierte Linie gibt die ungefähre Grenze des intrapulmonalen Bronchus an der Stelle der drei abgehenden Knospen an. Zwei dieser Knospen haben ihrerseits wieder je zwei sekundäre Knospen getrieben. Das Bindegewebe, nach aussen von einer Lage Plattenepithel begrenzt, ist am dichtesten um das Kanalsystem herum und nimmt dann gegen die Peripherie immer mehr an Dichte ab. Muskulatur fehlt noch ganz.

Auf dem nächsten Stadium von 10,3 cm ist die Lunge schon ziemlich hoch entwickelt. Der intrapulmonale Bronchus, ein durchaus einheitliches Gebilde, reicht bis an das distale Ende des Lungensackes, wo er ziemlich erweitert ist. (Fig. 39, Taf. XXXII.) Die auf dem früheren Stadium beobachteten primären Lungenbläschen haben sich unter Austreibung der Lungenwände sehr verlängert und an ihrem Ende erweitert, während hingegen ihr Anfangsteil eng geblieben ist, dadurch den Eindruck eines Kanals hervorrufend, — dies um so mehr, als die Wandteile, welche die einzelnen Kanäle trennen, relativ dick geblieben sind (Fig. 40, Taf. XXXII.) Diese Kanäle mit ihrem erweiterten Ende sind die Bronchi zweiter Ordnung und entsprechen den Kammern der Schildkröten; sie sind schon mit Plattenepithel ausgekleidet und haben ihrerseits wieder Sprossen getrieben, die Bronchi dritter Ordnung, welche sich zu weiten Nischen entwickelt haben und teilweise noch Sprossungsepithel aufweisen. In den Septen hat sich eine starke Muskulatur entwickelt (Fig. 41, Taf. XXXIII). Von den Haupt-Muskelzügen trennen sich, in der Nähe der Nischen und Crypten, jeweils kleinere Züge, welche sie sphinkterartig umgeben, ab.

Die Untersuchung dieser zwei Stadien genügte, um zu zeigen, dass die Crocodilierlungen sich ganz so entwickeln, wie die von Emys. Auch hier ist das, die ganze Lunge durchziehende, und an seinem Ende zur Endkammer erweiterte Rohr ein einheitliches Gebilde, der intrapulmonale Bronchus, die direkte Verlängerung des extrapulmonalen Bronchus. Die Längs- und Querwände sind die zwischen den Kanälen übrig gebliebenen Wandteile, also primäre Bildungen, nicht sekundäre, wie Milani

annimmt. Und schliesslich ist Milani's „Einengung der Nischen zu Gängen" durchaus keine „Einengung", sondern ein Zurückbleiben in der Ausdehnung, ein Verharren auf der ursprünglichen Enge, in Folge starker Vermehrung des Bindegewebes, welche Schritt hält mit der allgemeinen Vergrösserung der Lunge und dadurch einer Erweiterung des Kanalsystems widerstehen kann.

Das Ergebniss eben besprochener Untersuchungen über die Entwicklung der Reptilienlungen ist ein durchaus anderes, als das erwartete, indem sich zeigte, dass der Prozess der Septenbildung nirgends vorkommt. Ferner sind leichte Erklärungen erhalten worden für manche bisher schwer oder falsch verstandene Thatsachen, so für die Bildung der Längswände bei Schildkröten und Crocodiliern, dem allmählichen „Engerwerden" der Kanäle, für die Bildung des intrapulmonalen Bronchus u. s. w.

Eines sei noch bemerkt, dass sich auch bei den Reptilien Luftsäcke finden, so bei den Chamäleoniden, den Varaniden etc. Sie erinnern insofern an die der Vögel, als es ebenfalls sehr dünnwandige, innen und aussen glatte Säcke sind. Milani schreibt von letzteren: „Ihrer Entstehung nach sind derartige Ausstülpungen ohne Zweifel zurückzuführen auf die in den komplizierteren Lacertilierlungen auftretenden Nischen und Taschen, wovon mehrere über die Oberfläche der Lunge hinausgewachsen sind, erst wohl nur kürzere Anhänge, schliesslich lange Zipfel bildend. Die Möglichkeit, solche Fortsätze zu entwickeln, muss nach den voranstehenden Betrachtungen, als bei allen komplizierteren Lacertilienlungen vorhanden, zugegeben werden." Diese Erscheinung entspricht der bei Vögeln, wo die kaum abzuweisende Vermuthung ausgesprochen wurde (Parag VI), dass jeder Bronchus, einerlei welcher Ordnung, sich an seinem Ende zu einem Luftsack entwickeln kann.

Zusammenfassung der Befunde bei Reptilien.

I. Die Lunge der Reptilien entwickelt sich genau so wie die des Hühnchens:

a) durch allgemeine Vergrösserung der Lunge, infolge Vermehrung ihrer Gewebe,

b) durch typische Sprossenbildung des intrapulmonalen Bronchus (centralen Hohlraums) in dem dicken, bindegewebigen Säckchen, wodurch ein bronchifugales Kanalsystem entsteht, dessen einzelne Kanäle aber durch ihre bedeutende Weite das Aussehen solcher mehr oder weniger verlieren.

II. Der die ganze Lunge, von der Mündung des extrapulmonalen Bronchus an, durchziehende centrale Hohlraum ist die direkte Fortsetzung des ersteren und ein durchaus einheitliches Gebilde = intrapulmonalen Bronchus. Anfangs stets ein enges Rohr, dem extrapulmonalen Bronchus entsprechend, weitet es sich sekundär mehr oder weniger aus, so dass er bei den niederen Reptilien zum grossen centralen Luftraum wird, bei den höheren sich auf der Stufe eines engen Kanals erhält, der sich nur an seinem distalen Ende stärker erweitert und so zur Endkammer wird.

III. Der bei den niederen Reptilien im Laufe der Entwicklung sich immer mehr verstärkende Unterschied von der Vogellunge hat als Ursache:

a) die geringere Masse des Bindegewebes bei den Reptilien, welche in ihrer Vermehrung nicht Schritt zu halten vermag mit der Vergrösserung der Lunge, wodurch die Kanäle, die einen immer geringeren Widerstand finden, sich ausserordentlich ausdehnen.

b) die grosse Zahl der Bronchi zweiter Ordnung, die vom intrapulmonalen Bronchus abgehen und allmählich nur ganz schmale Wandteile zwischen sich übrig lassen, wodurch, am Ende der Entwicklung, eine Septenbildung vorgetäuscht wird.

IV. Wie bei Vögeln kann man Bronchen erster, zweiter, dritter Ordnung unterscheiden, wobei die als Crypten bezeichneten letzten Endigungen den Alveolen bei Vögeln entsprechen.

V. Auch bei Reptilien finden sich alle Uebergänge vom hohen Cylinderepithel zum Plattenepithel, welches sich kontinuierlich aus ersterem entwickelt.

VI. Wie bei Vögeln besitzt wohl jeder Bronchus die Fähigkeit, durch starke Erweiterung seines Endes zu einem Luftsack zu werden.

VII. Bei den höheren Reptilien findet eine immer grössere Annäherung an die Vogellunge statt:

a) durch zunehmende Vermehrung der Masse des Bindegewebes,

b) durch Reduktion der Zahl der Sprossen, die immer mehr das Aussehen von Kanälen erhalten. Hierin stehen die Crocodilier den Vögeln näher wie die Schildkröten.

Zur Vervollständigung vorliegender Untersuchungen wurde noch die Entwicklung einiger Amphibienlungen verfolgt, da die Vermuthung nahe lag, dass hier, ebenso wie bei den Lungen niederer Reptilien, denen sie ja im ausgewachsenen Zustande sehr gleichen, der Knospungsprozess vorliegt.

Amphibien.

Ausgewachsene Lunge: Die Lungen sind ausserordentlich einfach und zeigen einen ziemlich einheitlichen Bau: es sind länglichrunde, dünnwandige Säckchen, meist mit einem Netzwerk grösserer und kleinerer Maschen versehen, in denen nach Hoffmann (22) und Küttner (26) die Gefässe verlaufen und die mit einer mehr oder weniger starken Muskulatur versehen sind, welche die Enden der Septen kolbig auftreiben. In den Maschen befindet sich nach Hoffmann (22), Gaup (18) und anderen ein respiratarisches Epithel, während auf den Scheiteln der Septen ein niedriges, bewimpertes Cylinderepithel sitzt. Reichliche Pigmentzellen geben der Lunge ein mehr oder weniger schwärzliches Aussehen.

Nach Schulze (42) sind alle respiratorischen Capillaren den Alveolenwänden nur mit einer Seite angewachsen; sie würden also mit ihrem grösseren Umfang frei in den Luftraum der Alveolen vorspringen, wenn sie nicht noch von einem kontinuierlichen Plattenepithel vollständig zugedeckt wären. Die grossen, polygonalen Zellen dieses Alveolenepithels stossen mit ihren Seitenwänden genau aneinander, überlagern mit dünnen, hellen, plattenartigen Ausbreitungen die, dem Luftraum zugekehrte Seite der Capillare und schicken zapfenartige, gewöhnlich den Zellkern mit etwas umliegendem, körnigem Protoplasma

versehene Fortsätze in die capillaren Maschen, und zwar so weit hinab, dass sie das Bindegewebs-Stroma der Alveole wieder erreichen und so die Lücken der Capillaren nahezu vollständig ausfüllen.

Diese zapfenartigen Fortsätze mit Kern und Protoplasma finden sich gewöhnlich an den Ecken der einzelnen Epithelzellen, so dass mehrere Zapfen zusammenliegen, doch tragen auch manche die Fortsätze in der Mitte. Gleiche Verhältnisse fand auch Oppel (34) bei Proteus Anguineus und Plehn (35) ähnliche in den respiratorischen Fältchen der Fischkieme.

Am einfachsten ist die Lunge bei Triton, wo sie bloss ein aussen und innen glattwandiger, dünnhäutiger Sack ist, der grosse Aehnlichkeit mit den Schwimmblasen der Fische hat. Nach Eberth (11) verläuft an seiner medialen Seite ein breiter Streifen von Flimmerepithel, während die ganze übrige Lunge von Plattenepithel ausgekleidet ist.

Bei Siren und Salamander sind netzförmige Maschen vorhanden.

Diese finden wir auch bei den Batrachiern, jedoch in höherer Entwicklung, da diese Maschen nach Küttner, Hoffmann und Schulze und neuerdings Gaupp durch kleinere Septen wieder in kleinere Maschen eingeteilt sind, so dass man Räume erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden kann. Bei den meisten Salamandrinen und Betrachiern ist die Lunge aussen nicht glatt (auch nicht beim Frosch, wie Miller angibt [30]), sondern wie Ecker (12) sagt: „Repetieren sie, von aussen, die ins Lumen einspringenden Bälkchen in Form eines zierlichen Reliefs."

Embryonale Lunge: Von ihrer Entwicklung ist wenig bekannt.

Remak (38) gibt an, dass die Lunge sich bei den Batrachiern sehr früh anlegt, zur Zeit der Entstehung der Kiemenbogen. „Sie besteht aus zwei zapfenförmigen Anhängen der Speiseröhre, die unter spitzem Winkel von der Bauchfläche derselben abgehen. Diese Anhänge sind anfangs durchaus solid und sehr schmal; später, wenn der Darm bereits Krümmungen zu machen beginnt, erscheinen sie plötzlich weit dicker, und man unterscheidet an ihnen eine dünn umhüllende Membran, als Fortsetzung der Faserschicht des Darmblattes, und einen aus körnigen, einander begrenzenden Zellen bestehenden Axenteil als

Fortsetzung des Darmdrüsenblattes. Wenn die inneren Kiemen den höchsten Grad ihrer Ausbildung erfahren haben, zeigt sich in den Anlagen der Lunge ein in die Speiseröhre mündender Kanal, wie es scheint durch Auseinanderweichen der Drüsenblattzellen. Alsbald sieht man in jedem noch gefässlosen Lungensäckchen eine sie ganz erfüllende Luftblase. Die fernere Entwicklung der Lungen der Froschlarven besteht darin, dass die Drüsenblattzellen sich in das Epithel umwandeln, während in der Faserschicht Blutgefässe und netzförmig verbundene muskulöse Leisten sich bilden, welche die Lungenbläschen begrenzen."

Goette (19), in seiner ausführlichen Arbeit über die Unke, bemerkt nur: „Die embryonale Lunge entwickelt sich zu einem, am hinteren Ende blind geschlossenen Hohlcylinder . . . Wie dieser dickwandige, von einem sehr engen Kanal durchzogene Lungen-Cylinder sich in die weiten, dünnwandigen Luftsäcke des athmenden Thieres verwandelt, mögen speziellere Untersuchungen darthun; ich begnüge mich hier mit der Bemerkung, dass das Darmblatt wohl ziemlich zweifellos nur die innere Epithelauskleidung der Lunge liefert, alle übrigen Gewebe aber vom visceralen Blatt abstammen."

Salamandra maculosa.

Embryonale Lunge: Eine ganze Serie von Larven, von 2.5 cm an bis zu 6 cm, welche die Kiemen schon fast ganz verloren hatte, wurde untersucht.

Bei einer Larve von 2,5 cm Länge bestehen die Lungen aus zwei kleinen, cylindrischen Säckchen, die zu beiden Seiten des Darmes liegen. Ihr proximaler Teil ist noch von gleicher Weite wie der distale, später bleibt er in der Ausdehnung zurück gegen den letzteren und sieht dann aus wie ein enges Rohr, an dem die Lunge hängt. Äusserlich und innerlich sind die Säckchen glatt; in der Wand verlaufen zwei Gefässe, ein dorsales und ein ventrales, von welchem nach beiden Seiten gleichzeitig, nicht alternierend, Seitenzweige abgehen, die sich entgegenwachsen, ohne sich noch zu erreichen. Auf Durchsichtspräparaten erkennt man sie hauptsächlich an den reichlichen Pigmentzellen, die ihren Verlauf kennzeichnen. Längs- und Querschnitte entsprechen sich fast ganz und zeigen, wie auf Fig. 12, Taf. XXXIII, ersichtlich, ein dickwandiges Säckchen von einem centralen, relativ schmalen

einheitlichen Raum durchzogen. Die Lungenwand besteht aus sehr lockerem Bindegewebe mit relativ spärlichen Zellen und grossen Kernen. Das peritoneale, wie das Lungenepithel, bestehen beide aus durchaus platten Zellen, die ein so dünnes Häutchen bilden, dass es sich nur schwer vom Bindegewebe unterscheiden lässt. Zwischen den Kernen sieht man ziemlich reichliche, lappige Pigmentmassen eingestreut. Blutgefässe liegen in der Masse verteilt, und wird ihre Wand, je nach Grösse, von zwei und mehr, zu einem Kanal vereinten Zellen gebildet, deren Kerne gegen das Lumen abgeplattet (Fig. 42, Taf. XXXIII) sind.

Auf den drei folgenden Stadien von 3,0—3,5 und 4 cm wird das Säckchen immer grösser, nur der proximale Teil bleibt relativ zurück in der Erweiterung und kennzeichnet sich dann bald durch seine mehr röhrige Form, im Gegensatz zu dem sich immer mehr erweiternden Säckchen, als extrapulmonalen Bronchus. Ersteres zeigt ein äusserlich immer stärker werdendes Relief in Form von halbkugeligen Ausbuchtungen, die dem Säckchen das Aussehen einer Perlschnur geben, bei der die einzelnen Perlen meistens einreihig hintereinander angeordnet sind; nur selten befinden sich zwei Perlen auf gleicher Höhe. Die Hauptgefässe und ihre Seitenzweige verstärken und verlängern sich, bis sie direkt miteinander anastomosieren, wodurch jeweils Gefässringe entstehen, in welche die zwei Hauptgefässe eingeschaltet sind. Diese Gefässringe befinden sich stets zwischen zwei Perlen, also an den eingeschnürten Stellen der Lunge. Sie geben ihrerseits wieder feinere Zweige ab, die sich auf den Perlen selbst verteilen, so dass ein ganzes System von feinen Gefässen die Lungenwand umspinnt.

Wie auf dem Längsschnitt ersichtlich (Fig. 43, Taf. XXXIII), hat sich auf Kosten der immer dünner werdenden Wand ein grosser centraler Hohlraum entwickelt, der nur an seinem Distalende schmal ist. In diesen Hohlraum ragen eine Anzahl, anfangs noch kleiner, dann immer grösser werdender Septen, die den äusseren Einschnürungen der Lunge entsprechen; zwischen ihnen ist die Wand ausgebuchtet, in ihnen verlaufen die Seitengefässe und entwickelt sich allmählich eine ziemlich starke, circulär verlaufende Muskulatur.

Querschnitte durch das distale Ende zeigen bei allen drei Stadien noch ein ganz primitives Verhalten und geben

Bilder, die solchen von jüngeren Stadium (Fig. 42, Taf. XXXIII) in jeder Beziehung entsprechen. Nur die Blutgefässe haben nach Zahl und Grösse zugenommen. Die ganze übrige Lunge hingegen hat sich schon ziemlich hoch entwickelt (Fig. 44, Taf. XXXIII), was dem stets in craniocaudaler Richtung fortschreitenden Wachstum aller Lungen entspricht. Die Wand ist ausserordentlich dünn, so dünn geworden, dass die zwei Hauptgefässe, die distal und auf den früheren Stadien noch in der Gewebsmasse lagen, nun aus dieser hervorgetreten und schon äusserlich als längsverlaufende Wülste erkennbar sind. Die Gewebsmasse besteht aus zwei Lagen einschichtigem Plattenepithel zwischen welchen sich ganz wenig Bindegewebe und etwas Muskulatur befindet, letztere hauptsächlich in den Septen. Die Fasern der glatten Muskelzellen verlaufen circulär; ihre Kerne haben teils mehr rundliche Gestalt, teils haben sie sich schon ausserordentlich gestreckt und sehen aus wie lange, schmale Stäbchen, eine eigentümliche Form, die ich sonst nirgends bei Reptilien beobachtete. Eine Erwähnung ähnlicher Muskelzellen, in der Cutis von Salamanderlarven, findet sich bei Fischer (15), und Professor Maurer (27) fand ebenfalls in der Haut von Anuren solche: „hohe Cylinder, ja stäbchenförmige Zellen". Die kleineren Gefässe und Capillaren sind nun ebenfalls, wie die grossen Gefässe, durch die Verdünnung der Lungenwand aus der Gewebsmasse an die Oberfläche gelangt und springen teilweise in das Lumen der Lunge vor, nur durch dünne Ausläufer der Epithelzellen vom Lumen getrennt.

In den folgenden Stadien, von 5,5 und 6 cm, ist die Lunge schon ziemlich vollständig ausgebildet. Wie ein Längsschnitt zeigt (Fig. 45, Taf. XXXIII) haben sich die Ausbuchtungen und damit auch die ins Innere vorspringenden Septen sehr vergrössert, so dass das perlenartige Aussehen der Lunge noch ausgesprochener und der Unterschied mit dem glatten, röhrenartigen Anfangsteil = extrapulmanaler Bronchus, noch auffälliger ist. Das distale Ende hat (Fig. 46, Taf. XXXIII) fast die Entwicklungsstufe erreicht, wie sie in der Mitte der Lunge des 4 cm langen Embryo gefunden wurde. Proximal und in der Mitte hingegen liegen fast ausgebildete Verhältnisse vor: eine in den Septen schon recht starke Muskulatur, wie auf dem Querschnitt (Fig. 47, Taf. XXXIII) und auf dem Flächenschnitt

Fig. 48, Taf. XXXIII), beide durch ein Septum, ersichtlich. Die Muskelkerne haben nun alle die eigentümliche Stäbchenform angenommen; die zwei Hauptgefässe haben sich sehr erweitert, und das eine ist nun ebenfalls mit einer Lage Muskulatur umgeben, die nur distalwärts noch vermisst wird. Zwischen den Epithelblättern beobachtet man noch spärliche Bindegewebsfasern, reichliches Pigment und zahlreiche grössere und kleinere Gefässe, die mehr oder weniger weit in das Lumen vorspringen.

Nach dieser Untersuchung frägt sich nun: inwieweit lässt sich die Entwicklung der Salamanderlunge auf die bei Vögeln und Reptilien zurückführen?

Zwischen beiden bestehen zwei auffallende Unterschiede:

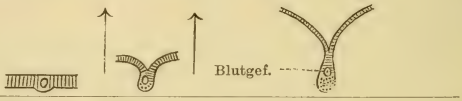
1. Das Bindegewebe des anfangs sehr dickwandigen Säckchens ist viel lockerer, spärlicher wie bei Vögeln und Reptilien.

2. Das Epithel ist von allem Anfang an durchaus platt, nirgends eine Spur des typischen Knospungsepithels.

Wie erinnerlich, wurde bei der Erklärung des Sprossungsprozesses beim Hühnchen (Seite 601) die Vermutung ausgesprochen, dass sich, bei Vorhandensein eines lockeren, spärlichen Bindegewebes, die Zellen des in starker Vermehrung begriffenen Epithels in dem Masse ausdehnen könnten, wie sie sich vermehren, unter Auseinanderdrängen des Bindegewebes. Dieser Fall liegt, meiner Ansicht nach, bei Salamander vor. Dadurch, dass das Bindegewebe lockerer ist und wenig Widerstand zu bieten vermag, geht die Ausdehnung des Epithels mit seiner Vermehrung Hand in Hand, so dass der Prozess der Knospung gewissermassen ein diffuser ist und nicht mehr, wie bei den Reptilien und Vögeln, ein lokalisierter, infolge des starken Widerstandes der darunter liegenden Gewebsmasse. Bei Salamander hätte darnach jede Vermehrung des Epithels eine sofortige Erweiterung des Lungenlumens zur Folge, unter gleichzeitiger Verdünnung der Wand, ohne dass es dabei zur Anhäufung von dichtgedrängten Zellen und damit zur Bildung eines primären Lungenbläschens zu kommen braucht. Thatsächlich wird auch durch Vergleich, z. B. der Fig. 42 mit Fig. 44 und der Fig. 46 mit Fig. 47, der Eindruck hervorgerufen, dass

es sich um eine Dehnung der Lungenwand handelt, gewissermassen um eine allgemeine Ausbuchtung derselben.

Nach dieser Auffassnng wären die Septen auch hier nichts weiter wie festliegende Punkte der Wand, die dieser allgemeinen Ausdehnung nicht oder doch nur wenig gefolgt sind. Allerdings findet wahrscheinlich auch eine gewisse Verlängerung derselben nach innen zu statt, infolge der sich in ihnen entwickelnden Muskulatur, genau wie bei Lacerta, eine Verlängerung, die aber unbedeutend ist gegen die in entgegengesetzter, bronchifugaler Richtung erfolgende, durch Ausbuchtung und Verdünnung der Wand nach aussen. Folgendes Schema macht den Gang dieses Prozesses klar.



Auf die Frage, was die Ursache ist, dass sich die Lunge an diesen bestimmten Stellen nicht auszudehnen vermag, gibt es gewiss nur eine Antwort: die Gefässe, die circulär verlaufenden Gefässe wirken wie Reifen eines Fasses auf die Lungenwand. Anfangs sind die Seitengefässe zu schwach, um eine solche Wirkung auszuüben, und dementsprechend ist die Wand noch glatt. Erst allmählich vergrössern sie sich und entstehen Hand in Hand damit die Septen. Fig. 10, Taf. XXX, zeigt eine Stelle (bei b), wo unregelmässig nach rechts ein Seitenzweig vom Hauptgefäss abgeht und hier ist denn auch eine Unregelmässigkeit in der Lungenoberfläche auffällig, nämlich rechts von dem Hauptgefäss sind zwei Perlen, während links nur eine vorhanden ist. Kleinere vom Hauptgefäss auf den Perlen verlaufende Zweige, wie auch auf Fig. 10 ersichtlich, sind entweder zu schwach gewesen, um eine Schnürwirkung zu haben, oder sind erst später, nach Bildung der Ausbuchtung, aufgetreten.

Allerdings bleibt damit die Frage unbeantwortet, warum die zwei Hauptgefässe nicht eine gleiche Wirkung ausüben, so dass an diesen Stellen zwei grosse Längssepten in die Lunge vorspringen? Sie findet aber ebenfalls keine Beantwortung, wenn der Prozess der Septenbildung angenommen wird, der noch verschiedenes andere unerklärt lässt, z. B. warum die Lungen-

wand zwischen den Septen ausgebuchtet wird; warum nicht auch die anderen Seitengefässe der Hauptstämme, wovon einige in Fig. 10 ersichtlich sind, eine Septenbildung zur Folge haben, da doch eine Wucherung des Bindegewebes nicht an die Zeit des Auftretens eines Gefässes gebunden ist; später auftretende Gefässe müssten die gleiche Wirkung haben wie früh auftretende.

Nach diesen Ausführungen würde sich also die Salamanderlunge in ihrer Entwicklung an die Lungen der niederen Reptilien anschliessen und eine Modifikation des Knospungsprozesses darstellen, wobei auch hier die Septenbildung nur eine vorgetäuschte ist.

An dieser Stelle möchte ich noch eine Bemerkung machen, bezüglich der Entstehung der Muskulatur.

Eine genauere Untersuchung der Muskulatur in der Lunge hätte jetzt zu weit geführt und wäre über den Rahmen dieser Arbeit hinausgegangen. Anfangs hoffte ich, die Untersuchungen an Salamander werde einiges Licht in diese Frage bringen. Allein an diesem Material ist, besonders an jüngeren Stadien, die Untersuchung dadurch sehr erschwert, dass die Feststellung, ob es sich um Bindegewebs- oder Epithelzelle handelt, nicht leicht ist. Maurer fand in der Haut von Anuren platte Muskelzellen, die sich in die Tiefe, unter die Basalfläche hinaus erstrecken und sich kontinuierlich in ein Bündel von Faserzellen (platte Muskelzellen) fortsetzen. Ebenso ist (durch H. Heidenhain, Vollmer etc.) lange bekannt, dass die glatten Muskelzellen der Oberfläche der Hautdrüsen unzweifelhaft aus dem Epithel entstehen. Vielleicht ist dies auch der Fall bei der Lunge?

Bei den Reptilien wäre die Frage wohl leichter zu lösen, da hier die Gewebe deutlicher differenziert sind. Eine Thatsache ist mir aufgefallen, dass die oftgenannten Keilzellen, besondert bei Gehyra, eine auffallende Aehnlichkeit, sowohl in der Form ihrer Kerne, wie in deren Grösse und stärkerer Färbbarkeit, mit deren der Muskelzellen haben, sodass an günstigen Schnitten, beim ersten Blick ins Mikroskop, sie für gleiche Bildungen gehalten werden mussten. Einige dieser Keilzellen konnten beobachtet werden, deren, dem Bindegewebe zugekehrtes Ende etwas umgebogen war, ebenso der Kern und dadurch sich scheinbar der Faserrichtung des Bindegewebes anordnete. Ganz in der Nähe, aber schon im Bindegewebe, befanden sich dann ganz ähnliche Zellen. Jedoch sah ich nirgends den Uebergang einer Keilzelle ins Bindegewebe. Ferner ist eine Thatsache, dass diese Keilzellen besonders zahlreich sind vor Auftreten der Muskulatur, und mit dem Reichlicherwerden letzterer an Zahl abnehmen und schliesslich verschwinden. Bei Gehyra und Hatteria, die beide besonders stark entwickelte Muskulatur haben, sind diese Keilzellen auffallend reichlich vorhanden, so dass doch die Frage nicht ganz von der Hand gewiesen werden kann: ob nicht Keil- und Muskelzellen Beziehungen zu einander haben. Genauere histologische Untersuchungen des ziemlich günstigen Lungenmaterials bei Reptilien dürfte zur Lösung dieser Frage führen, der ich in einer späteren Arbeit näher zu treten beabsichtige.

Rana temporaria.

Embryonale Lunge: Die Untersuchung einer Reihe von Larven von 2,1 cm, deren Lungenlänge kaum 2 mm betrug, bis zu einer vierbeinigen Larve, die schon fast die Metamorphose beendet hatte, ergibt, dass sich die Lunge wie die von Salamander entwickelt. Anfangs ein dickwandiges Säckchen (Fig 49, Taf. XXXIII) von lockerem Bindegewebe und zwei Lagen Plattenepithel, engem Lumen und zwei grossen Gefässen, lateral und medial, wird sie immer grösser unter Erweiterung des Lumen und Verdünnung der Wand, in der sich allmählich Muskulatur herausdifferenziert. In grösseren und kleineren Zwischenräumen buchtet sie sich aus, während die fest bleibenden Punkte dazwischen zu Septen werden, ganz wie bei Salamandra, nur sind die Ausbuchtungen viel zahlreicher, unregelmässiger. Allmählich ist die ganze Lunge mit halbkugeligen Ausbuchtungen bedeckt, zwischen welchen die Seitenzweige der Hauptgefässe verlaufen, die nicht gleichzeitig nach beiden Seiten von diesen abgehen, wie bei Salamander, sondern ganz unregelmässig. Anfangs enden sie frei im Gewebe; allmählich anastomosieren sie miteinander, so ein dichtes, kompliziertes Netzwerk bildend.

Die Muskulatur verläuft circulär, und ist am stärksten in den Septen, besonders über den zwei Hauptgefässen. Ihre Kerne sind teils oval, mit abgestumpften Enden, teils stäbchenförmig und scheinen erstere allmählich in letztere überzugehen.

Eine Eigentümlichkeit zeigt die junge Froschlunge: bei einer Larve von 3,2 cm (2 Beinen 1,1 cm) sieht man, wie das hohe, bewimperte Cylinderepithel des Darmes sich als schmaler Streifen eine Strecke weit in die Lunge fortsetzt, auf der medialen Seite, über dem Hauptgefäss. Darunter befindet sich ziemlich viel Muskulatur und Bindegewebe. Der Streifen springt, auf Querschnitten, sofort in die Augen (Fig. 50, Taf. XXXIII). Stellenweise ist er von Ausbuchtungen durchbrochen und setzt sich an den beiden Seiten derselben fort, aber niemals in sie hinein. Die Zellen dieses Streifens sind hoch (Fig. 51, Taf. XXXIII), mit dichten Wimpern besetzt. Nach beiden Seiten und am distalen Ende des Streifens werden sie allmählich breiter, niedriger, verlieren erst die Wimpern, dann den feinen, cuticularen Saum und gehen so allmählich in das Plattenepithel der Lunge über. Dieser Streifen entsteht nicht durch ein

späteres Einwachsen des Darmepithels in die schon gebildete Lunge, sondern durch eine allmähliche Umwandlung der allerdings vom Darm stammenden Lungenzellen, die höher werden und Wimpern erhalten. Die Verwandlung schreitet distal immer weiter vor bis sie fast das Ende der Lunge erreicht, bei einer Larve, die am Ende der Metamorphose steht. Dieser Streifen hat mit dem eigentlichen Wachstum der Lunge und dadurch mit dem Sprossungsepithel der Reptilien und Vögel nichts zu thun, sondern ist wohl nur von physiologischer Bedeutung, und lässt sich mit dem von Ebert (11) bei Triton gefundenen Streifen vergleichen. Er erhält sich lange Zeit in seiner ganzen Auffälligkeit; erst später erhalten auch die anderen Septen Wimperepithel, wodurch er an Bedeutung und Auffälligkeit verliert.

Pelobates Fuscus.

Embryonale Lunge: Die bei Frosch nachgewiesene Complizierung der Lunge, im Vergleich zu Salamander, hat sich noch weiter gesteigert, wie die Untersuchung einer Reihe von Embryonen zwischen 3 cm und 10.5 cm gezeigt hat. Das Prinzip des Wachstums ist jedoch durchaus das gleiche wie bei Salamander. Bei den jüngsten Stadien von 3 und 4 cm ist die Lunge (Fig. 52, Taf. XXXIII) schon ein relativ dünn wandiges, mit weitem Lumen versehenes Säckchen, in dem drei Teile zu unterscheiden sind: ein proximaler sehr weiter, glattwandiger, der einem weiten Bronchus vergleichbar ist; ein mittlerer, der sich äusserlich als Einschnürung kennzeichnet, innen einen engen, röhrigen Kanal, der grosse Aehnlichkeit mit dem intrapulmonalen Bronchus der höheren Reptilien hat, und eine grosse Anzahl nur durch relativ dicke Septen voneinander getrennte Ausbuchtungen besitzt, so dass dieser mittlere Teil ein ganz schwammiges Aussehen gewinnt; ein distaler, in den der mittlere sich stark erweitert, sodass hier die Lunge sich als ein weiter, dünnwandiger Sack darstellt, in dessen Hohlraum kleine, distal allmählich ganz verschwindende Septen vorspringen.

Die mittlere Partie der Lunge verhält sich bei den einzelnen Individuen, ja oft bei der rechten und linken Lunge ganz verschieden. Sie kann mehr distal oder mehr proximal liegen, sie kann vollständig fehlen, sodass dann die ganze Lunge ein weiter, dünnwandiger Sack mit langen, schlanken Septen und

wenig Muskulatur ist. Sie kann kurz sein oder lang. Bei einer rechten Lunge reichte diese Strecke bis fast an das distale Ende, welches dann wie ein rundes Bläschen am dünnen Stiele hing. Im Stiele war ein schmaler Kanal, der sich z. B. mit dem intrapulmonalen Bronchus bei Emys vergleichen liesse, von vielen runden Oeffnungen durchbohrt, die in die Kammern, resp. Crypten der Lunge führten, während das Bläschen am Ende mit der Endkamer bei Emys zu vergleichen wäre.

Ein Querschnitt durch den distalen Teil (Fig. 53, Taf. XXXIII) ergibt Verhältnisse, die denen der jungen Froschlunge ähnlich sind; die Lungenwand ist dünn und besteht aus zwei Lagen Plattenepithel und sehr wenig Bindegewebe. Der weite, centrale Hohlraum hat eine ganze Anzahl von Ausbuchtungen getrieben, zwischen welchen mässig lange Septen in diesen hinein vorspringen, am Ende durch Muskulatur etwas kolbig aufgetrieben; in jedem befindet sich ein Blutgefäss.

Querschnitte durch den mittleren Teil ergeben ganz andere Bilder. Hier ist der centrale Hohlraum auf der Stufe eines engen Kanales geblieben dadurch, dass sich, offenbar sehr frühzeitig, eine ganz kolossale Muskulatur und sehr starke Blutgefässe in den Enden der Septen entwickelt haben, welche ihn sphinkterartig umgeben, so dass dieser Kanal das Aussehen eines Rohres gewinnt, dessen dicke Wand siebartig von kleineren, runden Oeffnungen durchbohrt ist, welche in die Ausbuchtungen dieses Kanales führen. Die Ausbuchtungen nun haben sich in ihrem peripheren, hinter der Muskulatur gelegenen Teile kolossal ausgedehnt, wobei ihre Wände erst nur miteinander in Berührung kamen, später aber, bei weiterer Ausdehnung der Ausbuchtungen, mehr und mehr aneinander gepresst und dabei grössere oder kleinere Spalten der Leibeshöhle mit eingeschlossen wurden. Allmählich kam es zur Verschmelzung dieser Wände, unter Resorption des peritonealen Epithels, wobei Teile der Leibeshöhle als Lücken in die Lungenwand aufgenommen wurden, welche das peritoneale Epithel behielten (Fig. 57, Taf. XXXIII). An dem Pigment, das sich nie in der inneren, sondern immer in der äusseren Gewebeschicht der Lungenwand befindet, also in oder dicht unter dem peritonealen Epithel, ferner noch im Verlauf der Gefässe, lässt sich leicht erkennen, ob man es mit Lungenraum oder Leibeshöhle zu thun hat. Fig. 52, Taf. XXXIII, zeigt

deutlich, wie die pigmentirte Oberfläche der Lunge gefältelt ist und die Leibeshöhle sich in den oft tiefgehenden Falten befindet.

Bei den älteren Stadien ist dieser Faltungsprozess noch weiter gegangen, mit dem immer grösser Werden der Ausbuchtungen (Fig. 54), zwischen denen jetzt nur noch ganz dünne, schlanke Septen übrig bleiben, die aber an ihrem, den Bronchus bildenden Ende eine mächtige, circulär um diesen verlaufende Muskulatur aufweisen. (Fig. 55, Taf. XXXIII.) Der Endteil der Lunge hingegen hat sich noch bedeutend erweitert, sodass hier nun die Septen sehr lang und schlank geworden sind; sie haben eine relativ geringe Muskulatur. (Fig. 56, Taf. XXXIII.)

Die Pelobateslunge zeigt klar, dass die Septen nicht (oder nur wenig) durch bronchipetales Einwachsen der Lungenwand, also durch den Prozess der Septenbildung, entstanden, sondern dass letztere einfach die Punkte der Wand sind, die der Ausbuchtung widerstanden haben. So zeigt ein Vergleich von Fig. 54 mit Fig. 52, dass in der mittleren Lungenpartie, wo die Muskulatur so mächtig und dadurch widerstandsfähig ist, im Gegensatz zur proximalen und distalen, der Centralraum sich kaum erweitert hat, trotzdem beide Stadien im Alter ziemlich weit auseinander liegen; nur die Lungenwand zwischen und hinter diesen festen Punkten konnte sich ausdehnen.

Die ganze Lunge ist ausserordentlich blutreich; das Bindegewebe bildet gewissermassen nur ein lockeres Netzwerk, in dessen weiten Maschen die Blutkörperchen circulieren, (Fig. 58, Taf. XXXIII.) Die Septen der mittleren Lungenpartie könnte man fast Blutsäulen nennen, so mächtig ist die hier circulierende Blutmenge, die sich sogar zwischen die Muskelfasern durchdrängt und sich überall Bahn bricht.

Die vorgehenden Untersuchungen an Amphibienlungen haben gezeigt, dass ihre Struktur durchaus nicht eine so einfache, gleichartige ist, wie allgemein angenommen wird, und dass sich auch innerhalb dieser Tierklasse eine allmähliche Komplizierung der Lunge geltend macht, von dem einfachen, glattwandigen Sack von Triton bis hinauf zur recht komplizierten und schon sehr an die Lungen der Reptilien erinnernden Lunge von Pelobates.

Die Entwicklung der Lunge geht nach den gleichen Gesetzen wie bei Vögeln und Reptilien vor sich und lässt sich auf den Prozess der Knospung zurückführen, bei dem vom centralen Hohlraum, in bronchifugaler Richtung, ein Kanal- resp. Hohlraumsystem, unter Verdünnung und grösserer oder geringerer Ausbuchtung der Lungenwand, entsteht. Der Prozess der Knospung hat allerdings bei den Amphibien eine bedeutende Modifikation erfahren dadurch, dass die Masse des Bindegewebes eine so geringe ist, dass sie wenig Widerstand zu bieten vermag, und es daher nirgends zu einer lokalisierten Epithelvermehrung und dadurch zur Bildung eines typischen primären Lungenbläschens kommt. Sondern die Knospenbildung ist gewissermassen eine diffuse, indem jeder Vermehrung der Epithelzellen eine direkte Erweiterung des Lungenhohlraumes unter Ausbuchtung und Verdünnung der Wand folgt. Die dieser allgemeinen Ausbuchtung widerstehenden Punkte werden zu den Septen, die also hier auf ganz gleiche Weise entstehen, wie bei den Reptilien und ebenfalls bei der ausgewachsenen Lunge eine Septenbildung vortäuschen.

Wir sehen also, dass das Bindegewebe bei den Amphibien ein ebenso bedeutender Faktor zur Vereinfachung, wie bei den Reptilien zur Komplizierung der Lunge ist und bei ersteren sogar den ganzen Prozess der Knospung zu modifizieren vermag.

Zusammenfassung der Befunde bei Amphibien:

I. Die Lunge der Amphibien entwickelt sich genau nach den gleichen Prinzipien, wie bei Vögeln und Reptilien:

a) durch allgemeine Vergrösserung der Lunge, infolge Vermehrung ihrer Gewebe;

b) durch den Prozess der Sprossenbildung des intrapulmonalen Bronchus = centralen Hohlraumes in dem dicken, bindegewebigen Säckchen.

II. Dieser Prozess der Sprossenbildung ist aber hier kein lokalisierter, sondern ein diffuser, und hat daher sein typisches Aussehen verloren. Die Ursache davon ist die geringe Masse des Bindegewebes. Diese hat zur Folge:

a) dass sich die Epithelzellen bei jeder Vermehrung sofort ausdehnen können, unter Erweiterung des centralen Hohlraumes;

b) dass es nirgends zur Bildung des typischen Sprossungsepithels kommt, sondern das Epithel überall vollständig platt ist;

c) dass die immer dünner werdende Wand allmählich nach aussen ausgebuchtet wird und die Lungenoberfläche immer mehr halbkugelige Erhöhungen zeigt.

III. Die Septen sind auch bei Amphibien nichts anderes wie bei Reptilien: die relativ festen Punkte der Wand, die zwischen zwei Ausbuchtungen stehen geblieben sind.

Zum Schluss seien noch einige Bemerkungen zur Entwicklung der Säugerlunge gestattet.

Säugetiere.

Bei Beginn dieser Arbeit sprach ich die Hoffnung aus, eine continuierliche Entwicklungsreihe für die Wirbeltierlunge, von den Amphibien an aufwärts bis zu den Vögeln, finden und dieser Reihe, als letztes Glied, vielleicht auch die Säugetierlunge anfügen zu können. Ferner sprach ich die Ansicht aus, dass bei letzteren manche jetzt noch strittige Frage geklärt würde, wenn zu deren Lösung nicht nur ein vergleichend anatomisches, sondern auch ein vergleichend entwicklungsgeschichtliches Material herangezogen würde.

Meine Untersuchungen an Säugerembryonen erstrecken sich allerdings nicht weiter, als die Durchsicht einiger Quer- und Längsschnitt-Serien durch Embryonen von Ratten, Mäusen und Kaninchen. Es liegt mir daher durchaus fern, mich auf dem schwierigen Gebiet in bestimmter Weise auszusprechen. Immerhin glaube ich doch einige Punkte anführen zu können, die eine Berücksichtigung verdienen dürften und die zeigen, dass thatsächlich die Säugetierlunge das letzte Glied einer langen Entwicklungsreihe ist, die in ihren Hauptzügen nun vorliegt.

Zuerst möchte ich eine kurze Beschreibung der Entwicklung der Lunge von Echidna aculeata geben, wie sie sich nach Narath's Untersuchungen darstellt, und sehen, welche Bedeutung ihr nach meinen vorliegenden Untersuchungen zugemessen und welche Stellung in der ganzen Entwicklung der Wirbeltierlunge gegeben werden muss.

Fig. 60, Taf. XXXIII, ist eine Abbildung Narath's von einem Querschnitt durch die Lunge eines jungen Echidna-Embryo

(Narath No. 45), Fig. 59, Taf. XXXIII eine solche durch ein eben geborenes Tier (Narath No. 47). Ein Blick auf Tafel XXXII genügt, um eine ganz auffallende Ähnlichkeit dieser beiden verschieden alten Lungen und somit auch ihrer ganzen Entwicklung mit jungen Reptilienlungen zu konstatieren. Figur 59 gleicht in ihrer ganzen Struktur z. B. sehr der jungen Crocodilierlunge (Fig. 40, Taf. XXXII), Fig. 60, Taf. XXXIII, z. B Hatteria (Fig. 27, Taf. XXXII), mehr aber noch Emys (Fig. 36, Taf. XXXII), und zwar ist diese Ähnlichkeit eine so grosse, dass, wenn nur letztere Lunge ohne Angabe ihrer Herkunft vorläge, sie für eine Reptilienlunge gehalten werden müsste, und man nicht anstehen würde, dementsprechend (nach der alten Anschauung) zu erklären, dass durch typische Septenbildung in bronchipetaler Richtung von der Wand aus das ganze Kanalsystem der Lunge entstanden sei.

Narath ist ebenfalls diese Ähnlichkeit der letzten Stadien mit der Reptilienlunge aufgefallen, nicht aber die der ersten Stadien, wie dies auch nicht möglich war, da entsprechende Untersuchungen an Reptilien noch nicht vorlagen. Demgemäss sagt er auch, dass diese Ähnlichkeit (der letzten Stadien) bei oberflächlicher Betrachtung nicht zu verkennen sei, während genauere Untersuchungen lehren, dass doch wesentliche Unterschiede zwischen beiden bestehen: bloss die weiten Lufträume seien beiden gemeinsam, die aber bei Echidna ganz anders gebaut und auf ganz andere Weise wie bei Reptilien entstanden seien. Sie seien nämlich, wie bei allen Säugern, im Gegensatz zu den Reptilien, durch Sprossenbildung des Stammbronchus in das dicke Lungensäckchen entstanden. Diese Entstehungsweise ist aber, nach meinen Untersuchungen, genau die gleiche wie bei Reptilien. Die Ähnlichkeit der Echidnalunge mit der Reptilienlunge ist also nicht eine bloss „äusserliche und zufällige", wie Narath annimmt, sondern eine viel tiefer liegende, in der ganzen Entwicklung der Lunge begründete.

Der Entwicklungsgang der Echidnalunge ist, nach Narath's Darstellung, kurz folgender: Die Lunge des jüngsten von ihm untersuchten Embryo stellt zwei dickwandige Säckchen dar, in welche das Bronchialrohr eine Anzahl Knospen entsendet, wobei, wie bei allen Lungen, der Prozess in cranio caudaler

Richtung fortschreitet. „Das Bronchialrohr mitsamt den Knospen besitzt eine Auskleidung von hohem, unregelmässig geschichtetem Cylinder-Epithel mit vorwiegend basal gestellten Kernen.“ Die Knospen wachsen sich allmählich zu Kanälen aus, unter Abflachung des Epithels, besonders in den stärkeren Ausweitungen. Es nimmt, wie Narath angibt, bei den älteren Embryonen die Dichte des Mesoderms allmählich ab, also der gleiche Vorgang, wie ich ihn, im Gegensatz zu Vögeln, bei Reptilien, besonders aber bei Amphibien beobachtet habe, ein Vorgang, der eine so grosse Bedeutung in der Entwicklung der Lunge bei diesen zwei Klassen hat. Diese Abnahme der die Bronchen umhüllenden Mesodermschicht schreitet im weiteren Verlauf der Entwicklung fort, die Kanäle werden immer weiter, und damit Hand in Hand plattet sich das Epithel in denselben ab. Kurz vor der Geburt tritt nun „plötzlich“ etwas auf, was Narath unverständlich ist: es „fällt sofort eine besondere Weite der Bronchien auf, der ganze Bronchialbaum sieht wie aufgeblasen aus. An dieser auffallenden Erweiterung haben sowohl die Stammbronchien, als auch sämtliche Seitenzweige mit allen ihren Verästelungen teilgenommen. . . . Eine natürliche Folge der Dickenzunahme der Seitenzweige ist ein Näherrücken dieser aneinander am Mutterstamm, wodurch wieder die astlosen Strecken der Bronchien kürzer und die trennende Mesodermschicht dünner wird. Der Bronchialbaum verliert seine schlanken Formen, erscheint plumper und bietet eine gedrängtere Astfolge dar.“ Ferner schreibt Narath: „Indem sich zwei benachbarte Bronchialästchen oder Knospen ausdehnten, reduzierten sie die zwischenliegende Mesodermschicht bis auf eine ganz dünne Scheidewand, die am Querschnitt als schmaler, langer Sporn frei ins Lumen des erweiterten Mutterstammes hineinzuragen scheint.“ Dieser Sporn Narath's ist eine gleiche Bildung, wie wir sie bei Amphibien und Reptilien fanden: „ein Septum“, und ist auf genau die gleiche Weise wie bei diesen entstanden: es ist der zwischen zwei Knospen übrig gebliebene, durch zunehmende Ausdehnung verdünnte Wandteil der Lunge. Auch hier hat sich das Epithel überall, ausser in den Hauptbronchien, zu einem cubischen abgeplattet, es hat also auch hierin der gleiche Prozess wie bei den Reptilien stattgefunden: eine Ausweitung des ganzen Kanalsystems in Folge der Abnahme der Masse des Bindegewebes, das der Vermehrung und der Abflachung des Epithels nur wenig

Widerstand zu bieten vermag, so dass mit der Vermehrung und Abflachung eine Ausweitung der Kanäle Hand in Hand geht; daher die merkwürdige Ähnlichkeit mit der Reptilienlunge, von der die Echidnalunge, soweit ich dies nach Narath's Beschreibung, ohne die Präparate gesehen zu haben, beurteilen kann, durch keine „wesentlichen Unterschiede" getrennt ist.

Postembryonal verliert allmählich die Echidnalunge ihr reptilienartiges Aussehen, ihr Hohlraumsystem wird eng und schmal und gleicht dann ganz den Lungen der übrigen Säuger. Es wäre nun sehr interessant zu sehen, wie und durch welche Faktoren bedingt diese Veränderung zustande kommt, leider fehlt bis jetzt das Material zu dieser Untersuchung. Die Vermutung liegt nahe, dass nach der Geburt die Bindegewebsmasse in der Lunge stark zunimmt, wobei entweder die weiten Hohlräume thatsächlich eingeengt werden oder aber, was mir wahrscheinlicher vorkommt, diese sich entweder gar nicht oder nur wenig auszudehnen vermögen und dann durch das Wachstum der ganzen Lunge und die Verlängerung und Vermehrung des Kanalsystems nur relativ enger werden und enger scheinen,

Nachdem es gelungen ist, die Echidnalunge in ihrem Entwicklungsgang an die Reptilienlunge anzuschliessen, bleibt noch zu sehen, inwieweit dies mit der Lunge der übrigen Säuger, möglich ist, wobei ich besonders in zwei noch strittige Fragen einiges Licht zu bringen hoffe.

Fig. 61, Taf. XXXIII, ist die Abbildung eines Längsschnittes durch den Endteil der Lunge eines 15 mm langen Kaninchen-Embryo; das Bild schliesst sich, wie ein Blick auf Taf. XXXII und auf Taf. XXXIII lehrt, direkt an entsprechende bei Reptilien und Vögel an. Ein dickes - sehr dickes —, bindegewebiges Säckchen von einem epithelialen Rohr durchsetzt, welches drei grosse Knospen mit kolbig erweiterten Enden getrieben hat. Auch das Ende des Hauptrohres ist kolbig erweitert. Kurz vor diesem Ende gewahrt man eine Epithelverdickung mit schwacher Einsenkung, die erste Anlage einer neuen Knospe.

Das Epithel des Rohres, sowie der Knospen, ist ziemlich das gleiche, ein anscheinend mehrschichtiges Cylinderepithel. Es frägt sich nun, ist dieses Cylinderepithel thatsächlich ein mehrschichtiges wie Narath es auch bei der Echidnalunge fand, oder ist dies eine Täuschung und handelt es sich um ein einschichtiges, hohes Cylinderepithel, wie ich es bei allen von mir untersuchten Lungen fand?

Die Ansichten, ob es sich in der embryonalen Säugerlunge um ein einschichtiges oder um ein mehrschichtiges Epithel

handelt, sind sehr verschieden. Stieda (44) schreibt hierüber: „Der feinere Bau des Epithels der Bronchialkanäle und der provisorischen Lungenbläschen ist fast der gleiche, wie bei ganz jungen Embryonen. Das Epithel ist entschieden ein geschichtetes.

Hiermit stimmen Pouchet und Tourneaux's (36) Angaben überein, während Kölliker (24) die Frage offen lässt.

In direktem Gegensatz hierzu schreibt Küttner (26): „Die Darmdrüsenhaut . . . besteht ursprünglich aus einer Schicht Zellen, die durch Umgestaltung des Blattes zu einem Rohr (Darmrohr) und durch rasches Sichanhäufen an einem Orte zu radiär gestellten Spindelzellen werden. . . . Erst nachdem sich die primäre Zellenlage zu radiär gestellten Spindelzellen umgewandelt, stülpt sich das Epithelrohr des Darmkanals in die bereits vorhandenen Lungenhöcker aus. . . . Erst bei weiterer Entwicklung nimmt man wahr, wie die einzelnen Radien in der Mitte anschwellen, dann ovalär, schliesslich zu Cylinderzellen werden, welche vom Basalsaum bis zur Basalmembran reichen, ihre Kerne aber in ungleicher Höhe tragen. Dementsprechend zeigt das Epithelrohr auf dem Querschnitt 3—4 in verschiedener Höhe, mit ihrem Längendurchmesser aber stets radiär gelagerte Kernreihen. Bei älteren Embryonen sieht man die Kerne von der Basalmembran abrücken, eine homogene Substanz hinter sich lassen und in zwei ineinander geschobenen Reihen sich ordnen, schliesslich bleibt nur eine Kernreihe dicht am Basalsaum übrig."

Gestützt auf die Untersuchungen bei Amphibien-, Reptil- und Vogelembryonen, die gezeigt haben, dass es sich überall ausschliesslich um ein einschichtiges Epithel handelt, das nur durch seine besonderen Verhältnisse das Aussehen eines mehrschichtigen gewinnt, lässt sich a priori vermuthen, dass Küttner Recht hat, und auch in der Säugerlunge stets nur ein einschichtiges Epithel vorkommt. Meine wenigen Untersuchungen an Säugern haben mich in dieser Vermuthung sehr bestärkt. Fig. 63, Taf. XXXIII, ist ein Längsschnitt durch ein primäres Lungenbläschen, Fig. 62 ein Querschnitt durch den Centralkanal. Beide, mit dem Zeichenspiegel gezeichnet, lassen kaum einen Zweifel aufkommen, besonders nach Vergleich mit den entsprechenden Bildern bei Hühnchen, Anguis, Gehyra etc., dass im ganzen Rohr, bis an sein Ende, und in allen Knospen, kein mehrschichtiger, sondern ausschliesslich ein typisches, einschichtiges, hohes

Cylinderepithel vorkommt, das genau Küttner's Beschreibung entspricht.

Ich möchte nun die Vermuthung aussprechen, dass es sich um eine Täuschung handelt, wenn Narath ein mehrschichtiges Cylinderepithel in der Echidnalunge fand, und genauere Untersuchungen zeigen werden, dass auch hier das Epithel das typische, hohe Cylinderepithel ist, wie ich es (S. 396) beschrieb. Die Vermuthung liegt um so näher, als nach Narath's Beschreibung die weitere Entwicklung des Epithels mit dem allmählichen, einreihig Werden der basalgestellten Kerne und dem allmählichen Abflachen genau so zu verlaufen scheint, wie bei den von mir untersuchten Lungen.

Dieses Vorkommen eines hohen Cylinderepithels im ganzen centralen Kanal ist nichts merkwürdiges. Von den Amphibien an aufwärts herrscht überhaupt die Tendenz des Epithels, sich zu verdichten, unter Verschiebung der Zellkerne. Bei den Amphibien handelte es sich ausschliesslich um Plattenepithel; bei den niedrigen Reptilien ist im centralen Hohlraum ein Pflasterepithel, das bald zu einem Plattenepithel wird, während allein in den Knospen das hohe Cylinderepithel vorkommt; bei den höheren Reptilien kommt letzteres hingegen schon im oberen Teil des centralen Kanals vor, und bei den Vögeln wird es erst im unteren Lungendrittel zum Pflasterepithel, während es bei den Säugern das ganze Rohr auskleidet.

Was das Bindegewebe anbelangt, das aussen von einem Plattenepithel begrenzt ist, so zeigt es deutlicher, wie bei den anderen Lungen, dass es sich um den Prozess der Knospenbildung des Epithelrohres handelt. Am Fundus der Lungenbläschen sieht man sehr schön, wie es durch dessen Vorwachsen immer mehr zurückgedrängt und verdichtet wird. (Fig. 61, Taf. XXXIII.) An dieser Stelle sind die Zellen stets abgeplattet und zwar tangential zur Oberfläche des Bläschens, während sie an den anderen Stellen mehr rundlich sind. In den Septen hingegen ist das Bindegewebe bedeutend lockerer und spärlicher (Fig. 63, Taf. XXXIII.), trotzdem dort Blutgefässe sich befinden. Um die primären Lungenbläschen und den centralen Hohlraum hat sich allmählich eine circulär verlaufende Faserschicht heraus differenziert, wie besonders in Fig. 62, Taf. XXXIII, gut sichtbar. Gegen den Fundus zu verliert sie sich, das heisst hat sie sich noch nicht gebildet. Muskulatur habe ich bei diesem Stadium noch keine beobachtet; ebensowenig Keilzellen. Blutgefässe sind reichlich vorhanden und wie bei Reptilien und Amphibien, je nach Grösse, von zwei und mehr dünn ausgezogenen Zellen begrenzt.

Eine weitere, und zwar eine der wichtigsten Fragen, die Säugerlunge betreffend, sei hier noch gestreift. Inwieweit kann von einem intrapulmonalen oder Stamm-Bronchus bei der Säugerlunge die Rede sein? Die Beantwortung dieser Frage hängt ab von einer andern, vielumstrittenen Frage: findet eine

monopodiale oder eine di- resp. polytome Verzweigung des Bronchialsystems innerhalb der Lunge statt? Bei der monopodialen Verzweigung — um die Frage kurz klar zu legen — wächst der intrapulmonale Bronchus ungeteilt fort, bis zum distalen Ende des Lungensackes, unter Abgabe einer mehr oder weniger grossen Zahl von Seitenzweigen. Bei der di- resp. polytomen Verzweigung hingegen gabelt sich der intrapulmonale Bronchus, gleich nach Eintritt in die Lunge, an seiner Spitze in zwei resp. mehrere Zweige, die sich ihrerseits, nach kurzem Verlauf wieder ebenso gabeln, so dass durch fortgesetzte Gabelung ein Kanalsystem gebildet wird, bei dem von einem Hauptkanal oder intrapulmonalen Bronchus nicht mehr die Rede sein kann.

Die allgemeine Anschauung, die auch in allen Lehrbüchern wiedergegeben wird, ist, dass eine dichotome Verzweigung stattfindet, und ist sie wohl auf C. E. v. Baer (2) zurückzuführen. Er sieht die ersten Bronchialgenerationen durch einige, sich folgende Dichotomien gebildet, während er bei der späteren Entwicklung stets eine monopodiale Teilung findet.

Allmählich erhoben sich immer mehr Stimmen, die sich für eine monopodiale Verzweigungsweise erklärten, so als erster Remak (38), dem sich Kölliker (24) anschloss.

Küttner (26) suchte 1876 die Frage zu lösen. Er untersuchte Rinderembryonen und kam zu dem Schluss, dass, so klar es sich auch beim ausgewachsenen Tier um eine dichotome Verzweigung handelt, so sicher entstehe der Bronchialbaum durch monopodiale Verzweigung. „Indem bestimmte Seitenachsen, bald nach ihrer Entstehung, kräftiger wachsen und sich reichlicher verzweigen, als die Hauptachse, wird dann der ursprünglich monopodiale Charakter verwischt.“

Stieda (44) (1878) hingegen fand, nach Untersuchung an Schafembryonen, dass das Kanalsystem gebildet wird sowohl durch dichotome Verzweigung, wie auch durch seitliche Sprossenbildung.

Aeby (1) war der erste, der, 1880, ein allgemeines Bildungsgesetz für das Verzweigungssystem des Bronchialbaumes suchte. Hatten sich seine Vorgänger mit der Untersuchung weniger Lungen begnügt, so brachte er zur Lösung der Frage ein ausserordentlich umfangreiches, vergleichend anatomisches

Material von nicht weniger als 70 Säugerlungen zusammen und kam dabei zu folgenden Schlüssen:

„Von einem dichot. Zerfall der beiden Luftröhrenäste ist nirgends die Rede. Weit davon entfernt, sich beim Eintritt in die Lungensubsanz aufzulösen, bewahrt ein jeder Luftröhrenast seine volle individuelle Selbständigkeit, indem er, ohne seine Richtung wesentlich zu ändern, das betreffende Organ gestreckten Verlaufs, unter allmählicher Verjüngung nach unten hin, durchzieht. . . . Jede Lunge besitzt ein grundlegendes Achsengebilde, das wir den Stammbronchus nennen wollen.

Der Stammbronchus entsendet vom Hilus ab zahlreiche Seitenäste, die in ihrer Mehrzahl das Gerippe des Bronchialbaumes ausmachen. Dieser ist nicht, wie die fälschlich angenommene dichotome Verzweigungsweise glauben liess, polypodial, sondern streng monopodial.

Gleiches gilt für die weitere Verzweigung dieser Seitenäste. Abweichungen von dem strengen Gesetz kommen im Allgemeinen erst in weiter vorgeschobenen Bezirken dadurch vor, dass der Gegensatz zwischen Stamm und Zweig sich verwischt, indem beide an Stärke einander gleich werden und so äusserlich das Gepräge gleichwertiger Teilstücke eines gemeinschaftlichen Ganzen annehmen Der Arterienbaum ist eine einfache Wiederholung des Bronchialbaumes. Auch in ihm ist nichts von Dichotomie, sondern ruhige, monopodiale Entfaltung, in unmittelbarem Anschluss an den Luftweg."

Ferner schreibt er: „Die bisherige Entwicklungsgeschichte der Lunge (der Säuger) bewegt sich fast gänzlich im Rahmen einer dichotomen Verzweigungsweise der Bronchialwege. Sie bedarf daher einer vollständigen Revision; von dieser wird gerade ein besonderes Gewicht zu legen sein .... auf die Verästelung des anfänglich einfachen Epithelrohres."

Aeby kommt also zu dem Schluss, dass es sich bei der ausgewachsenen Lunge um eine ausgesprochene monopodiale Verzweigung handelt. Wie diese entsteht, ob monopodial, oder dichotom z. B. durch falsche Astbildung, überlässt er embryologischen Untersuchungen festzustellen.

His 1887 (21) untersuchte, um Aebys Studien zu ergänzen, vier sehr junge menschliche Embryonen, und erklärte, nach Rekonstruktion derselben: „Während ich, in betreff des Stammbronchus und seiner monopodialen Verzweigung mich völlig an Aeby anschliesse, bin ich im Fall, für die Seitenbronchien einen ausgesprochen dichotomen Verbreitungsmodus zu vertreten."

Aehnlich schreibt Minot 1892 (31): „The branches all arise by terminal forking, never as outgrowths from the side of a stem." Justesen (23) stimmte ebenfalls für eine ausschliesslich dichotome Verzweigung, während Robinson 1899 (39) nach Untersuchungen an fünf Rattenembryonen von verschiedenen

und weit auseinander liegenden Altersstufen, auch eine seitliche Knospung zugibt, indem er schreibt:

„Bei Ratte und Maus ist die Bronchialverzweigung hauptsächlich eine ungleich dichotome oder sympodische. Jedoch rühren gewisse dorsale Bronchen von hohlen Knospen der Wände des Stammbronchus her."

In neuester Zeit haben sich nun Narath (32, 33) und D'Hardiviller (7, 8, 9, 10) mit dieser Frage eingehend beschäftigt und eine Reihe Arbeiten darüber veröffentlicht. D'Hardiviller hat allen seinen Vorgängern zum Vorwurf gemacht, und nicht mit Unrecht, dass sie sich, zur Lösung der Frage, nur mit der Untersuchung weniger, im Alter meist ziemlich weit auseinander liegender Embryonen begnügten, so dass sie nicht im Stande waren, das Entstehen einer Knospe zu beobachten und zu verfolgen. Um dieses zu können und ein ganz sicheres Material zu haben, wählte D'Hardiviller Embryonen von Kaninchen, die leichter zu beschaffen waren als solche von Mensch oder Rinder. Er untersuchte auf das Genaueste über 100 Kaninchenembryonen, die nur um Stunden im Alter auseinander lagen. So war es ihm möglich, eine vollständige Entwicklungsreihe für die Kaninchenlunge zu erhalten und, nacheinander, jede Knospe entstehen, wachsen und ihrerseits wieder Knospen abgeben zu sehen.

Auf Grund dieses umfangreichen Materials kommt er zum gleichen Schluss für die embryonale Lunge wie Aeby für die ausgewachsene. Er schreibt:

„Dans les poumons embryonnaires du lapin, il existe une bronche axiale aux depens de laquelle se fait toute la ramification. Cette bronche importante, signalée par Aeby chez l'adulte, je l'apelle bronche souche, afin de rappeler, que c'est aux depens d'elle que naissent toutes les autres bronches.

Chez le lapin, et vraisemblablement aussi chez l'homme et les autres mammifères, la bronche souche prolifère par son extremité terminale, de façon a donner un tube axial, qui traverse toute la longueur du poumon. Cette bronche ne se devise pas a son extremité, comme le prétendent His, Robinson et Narath. Mes observations prouvent que le bourgeon terminal reste indivis, et que les rameaux situés sur la bronche souche n'apparaissent point par dichotomie vraie ou fausse, mais naissent en divers points des parois epitheliales de la bronche souche, par des hernies qui s'accentuent de plus en plus, se pédiculisent et donnent finalement les bronches collaterales primaires."

Narath (32, 33) beschränkte sich nicht auf entwicklungsgeschichtliche Studien, sondern ergänzte sie durch umfangreiche vergleichend anatomische Untersuchungen der Säugerlungen. Er kam dabei zu einer vollen Bestätigung der Aeby'schen Angaben, was das Verzweigungssystem der Säugerlunge anbelangt. Er stimmt auch im Wesentlichen mit D'Hardiviller überein, vorausgesetzt, dass man unter dem Begriff „Endknospe" bei Beiden das gleiche versteht.

Ich glaube, dass meine vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, an Reptilien und Vögeln, D'Hardivillers und Naraths Ansicht in jeder Weise bestätigen.

Recapitulieren wir kurz den Entwicklungsgang des Kanalsystems bei den übrigen Wirbeltieren. Wir sehen, dass der centrale Hohlraum oder intrapulmonale Bronchus sowohl bei den Amphibien, wie auch bei den Reptiliern und Vögeln (was nicht immer speziell hervorgehoben wurde), durchaus ungeteilt in das Lungensäckchen hinein, und bis an dessen distales Ende fortwächst. (Siehe Zeichnungen.) Dann sehen wir dieses Rohr, proximal seitliche Knospen treiben, die zu Nischen bei den niederen, zu Kammern bei den höheren Reptilien wurden — oder, um ihnen den gleichen Namen zu geben, zu Bronchi II. Ordnung. Die Entstehung dieser Knospen setzt sich distal immer weiter fort, bis schliesslich die distale Spitze des intrapulmonalen Bronchus erreicht wird. Eine Untersuchung, die erst eingesetzt hätte, nach Bildung der letzten seitlichen Knospen, wäre wahrscheinlich zu dem Schluss gekommen, dass eine polytome Verzweigung des Hauptbronchus stattgefunden habe, denn da die letzten Knospen sich mehr ausdehnen können, wie das Ende des Bronchus, tritt dann ein, was Aeby für die ausgewachsene Säugerlunge angibt:

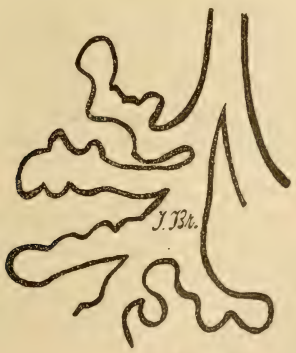
„Abweichungen von dem strengen Gesetz kommen im allgemeinen erst in weiter vorgeschobenen Bezirken dadurch vor, dass der Gegensatz zwischen Stamm und Zweig sich verwischt, indem beide an Stärke einander gleich werden, und so äusserlich das Gepräge gleichwertiger Teilstücke eines gemeinschaftlichen Ganzen annehmen." (Vergl. Fig. 15 Anguis.)

Die Bronchien II. Ordnung treiben nun ihrerseits wieder Knospen, die zu Bronchi III. Ordnung (Crypten, bei niederen

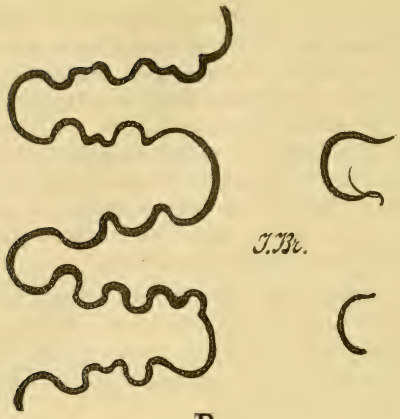
Reptilien — Nischen, bei höheren Reptilien — Lungenpfeifen, bei Vögeln) werden. Auch bei diesen ist die Frage schwer zu lösen, wenn es sich um kurze, bald in ihrem Wachstum behinderte Bildungen, wie bei den niederen Reptilien (Gehyra, Anguis) handelt, und die gleiche Komplikation, wie am Ende des intrapulmonalen Bronchus eintritt. Hier kann allein die Untersuchung der Entstehungsweise der Knospen entscheidend sein. Handelt es sich hingegen um längere Gänge wie bei Lacerta, Schildkröten etc., dann sieht man sofort, dass es sich auch da ausschliesslich um Lateralknospung handelt.

Bei Crocodiliern und Vögeln ist das gleiche der Fall. Der Bronchus wächst ungeteilt fort, bis an das Ende des Lungensackes. Er giebt eine beschränkte Zahl seitlicher Knospen ab, die ihrerseits ungeteilt weiter wachsen unter Abgabe von Seitenknospen u. s. w.

Hier gebe ich zwei Abbildungen, bei welchen die grosse Aehnlichkeit der zwei Kanalsysteme und ihrer Seitenzweige sofort in die Augen fällt. (A) ist der rechte Stammbronchus mit seinen Seitenzweigen von einem Kaninchenembryo nach D'Hardiviller; (B) das gleiche von Lacerta und unterscheidet sich von ersterem hauptsächlich durch seine grössere Weite — bei beiden aber sind alle Knospen durchaus seitenständig, während der Hauptkanal an seinem Ende ungeteilt fortwächst.



A



B

Wenn nun bei allen Wirbeltieren, ausser den Säugern, eine ausschliesslich monopodiale Verzweigung des Kanalsystems, innerhalb der embryonalen Lunge, nachgewiesen werden konnte — wenn ferner Aeby, gestützt auf sein umfangreiches Material, eine solche für die ausgewachsene Säugerlunge nachgewiesen hat, muss a priori eine monopodiale Entstehung des intrapulmonalen Kanalsystems auch für die Säuger angenommen werden. A posteriori wird diese Vermutung sehr bestärkt durch direkten Vergleich der in Entwicklung begriffenen verschiedenen Lungen mit ihren Kanalsystemen. Da ferner D'Hardiviller nach ausgedehnten Untersuchungen thatsächlich eine solche nachgewiesen hat bei Kaninchen, Küttner bei Rindern und Narath sowohl bei Echidna wie bei sehr vielen anderen Säugern, glaube ich kaum fehlzugehen, wenn ich den Schluss ziehe:

Bei allen Wirbeltieren entwickelt sich das Kanalsystem innerhalb der Lunge durch monopodiale Verzweigung; — und ferner, was daraus folgt: jede Wirbeltierlunge ist, bis an ihr distales Ende, von einem Hauptkanal durchzogen, dem intrapulmonalen Bronchus, eine direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus.

Zusammenfassung der Entwicklung der Wirbeltierlunge.

Ueberblickt man die vorhergehenden Untersuchungen, so ergibt sich aus ihnen, dass die ontogenetische Entwicklung der Wirbeltierlunge durchwegs so verläuft, dass durch fortgesetzte Knospung des intrapulmonalen Bronchus, in dem bindegewebigen Lungensack, in bronchifugaler Richtung, ein ganzes Kanalsystem nach Art einer Drüse entsteht. Damit fällt die, neuerdings wieder von Milani vertretene und von Gegenbaur (17) ausgesprochene Hypothese, dass die Komplizierung der Lunge auf phylogenetischem Wege durch eine fortgesetzte, von der Lungenwand her in bronchipetaler Richtung erfolgte Teilung des einheitlichen Binnenraumes erfolgt ist, von selbst, denn sie entbehrt der embryologischen Begründung vollständig.

Die Lunge muss vielmehr phylogenetisch so entstanden gedacht werden, dass durch fortgesetzte Ausbuchtungen des intrapulmonalen Bronchus, in bronchifugaler Richtung, ein immer komplizierteres Kanalsystem entstanden ist, wobei die ursprünglich ausschliesslich respiratorische Innenfläche der Lunge mehr und mehr eine Sonderung in einen bloss Luft zuführenden und einen respiratorischen Teil erfährt — eine ähnliche Sonderung, wie bei den Drüsen, die ebenfalls erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine Sonderung ihrer sekretorischen und ihrer ausführenden Teile erkennen lassen.

Der phylogenetische Entwicklungsgang der Wirbeltierlunge stellt sich, nach meinen Untersuchungen, nun so dar: Anfangs (Triton) ist die Lunge ein dünnwandiger Sack, der durch allgemeine Erweiterung resp. Ausbuchtung des intrapulmonalen Bronchus sehr vergrössert wird. Bei den übrigen Amphibien widerstehen immer zahlreichere Teile der Wand, in welchem sich stärkere Blutgefässe und später auch Muskulatur und reichlicheres Bindegewebe befinden, dieser allgemeinen Ausbuchtung, und ragen dann als Leisten in den Lungenhohlraum hinein, während die zwischen diesen festen Punkten liegende dünne Wand, nach aussen immer stärker vorgetrieben wird. Diese Vortreibungen finden auf der Oberfläche als halbkugelige Erhöhungen ihren Ausdruck. Mit diesem Vorgang beginnt auch die Sonderung der anfangs (Triton) ausschliesslich respiratorischen Innenfläche der Lunge, in eine nur Luft zuführende und eine respiratorische. An die einfache Salamanderlunge mit relativ wenigen Ausbuchtungen reihen sich

die schon kompliziertere Lunge von Frosch und schliesslich von Pelobates an, welche schon ein ganz schwammiges Aussehen gewonnen hat.

Bei den Reptilien erfährt die Lungenwand eine bedeutende Verdickung durch Vermehrung des Bindegewebes derselben. Dementsprechend haben die Ausbuchtungen des intrapulmonalen Bronchus einen grösseren Widerstand zu überwinden und gewinnen mehr und mehr das Aussehen von anfangs weiten (Anguis, Emys), später (Krokodil) mehr engen Kanälen, die in die dicke Wand hineingewachsen sind, ohne dass es zur eigentlichen auch auf der Oberfläche sich markierenden Vorwölbung der Wand kommt. Die Sonderung in einen luftzuführenden und einen respiratorischen Abschnitt vervollkommnet sich immer mehr bei den Reptilien.

Bei den Vögeln und Säugern ist zu der Verdickung der Lungenwand auch noch eine Verdichtung derselben, durch weitere Vermehrung ihres Bindegewebes, hinzugekommen, sodass nun infolge des erhöhten Widerstandes derselben aus den weiten Ausbuchtungen des Bronchus enge Kanäle geworden sind, die die Oberfläche der Lunge nur wenig zu modifizieren vermögen, die Wand aber nach allen Richtungen hin durchwachsen, wodurch die Lunge ein badeschwammartiges Aussehen erhält.

Nach dieser Auffassung fällt auch der Gegensatz, zwischen der phyletischen und der ontogenetischen Entwicklung der Lunge, ein Gegensatz, von dem Gegenbaur (17) schreibt: „Indem der phyletische Entwicklungsgang der Lunge das Wesen des Prozesses der Vervollkommnung des Organs in einer von der Peripherie her nach innen fortschreitende Scheidewandbildung kennen lehrt und als Resultat derselben die Komplikation der respiratorischen Oberflächen und der zu diesen leitenden Luftwege zeigt, stellt er sich in einen Gegensatz zu den ontogenetischen Erfahrungen".

Es kann ferner kaum mehr einem Zweifel unterliegen, dass die Lungen der höheren Reptilien den direkten Uebergang zu denen der Vögel einer-, der Säuger andererseits bilden. Ich glaube aber, dass alle Versuche einer direkten Homologisierung der einzelnen Lungenteile und Kanäle nie zu endgültigen und befriedigenden Resultaten führen werden, wie aus den zahlreichen und ausführlichen Untersuchungen, die zu so verschiedenen

Lösungen führten, hervorzugehen scheint. Der Bau der Wirbeltierlunge scheint mir nur in seinem Hauptzügen festgelegt zu sein — innerhalb dieses Rahmens aber finden die grössten Variationen statt, nicht allein von einer Gattung, sondern schon von einem Individuum zum andern, — noch mehr, rechte und linke Lunge ein und desselben Individuums können schon ganz erhebliche Unterschiede aufweisen, die aber alle von principiell geringer Bedeutung sind.

Von grossem Interesse ist es, zu sehen, wie sich die Schwimmblase der Fische zur Wirbeltierlunge verhält und inwieweit sich letztere von ersterer ableiten lässt. Ich beabsichtige, als nächste Arbeit meine Untersuchungen hierüber zu veröffentlichen.

Zum Schluss möchte ich noch die Hauptpunkte in der Entwicklung der Wirbeltierlunge, wie sie sich nach meinen Untersuchungen darstellt, zusammenfassen.

I. Jede Wirbeltierlunge entwickelt sich nach dem gleichen Prinzip:

a. durch allgemeine Vergrösserung infolge Vermehrung ihrer Gewebe;

b. durch Hauptvermehrung des Epithels, welches vom Darmdrüsenblatt abstammt und sich als enges Rohr = intrapulmonaler Bronchus, in den soliden, bindegewebigen Höcker einstülpt.

II. Ist das Bindegewebe locker und spärlich, so hat jede Vermehrung der Epithelzellen eine direkte mehr diffuse allgemeine Ausstülpung der Lungenwand, mit Erweiterung des intrapulmonalen Bronchus, zur Folge (Amphibien).

Ist das Bindegewebe dicht, und damit widerstandsfähig, dann lokalisiert sich an gewissen Stellen die Epithelvermehrung — die Zellen werden aneinandergepresst, bis es ihnen gelingt, sich Raum zu verschaffen und in das Bindegewebe vorzudringen, indem sie es zusammenschieben. In letzterem Fall handelt es sich um den typischen Prozess der Sprossenbildung, wie er sich bei den höheren Wirbeltieren, von den Reptilien an aufwärts vorfindet.

III. Gewisse Stellen der Lungenwand bieten der Erweiterung einen stärkeren Widerstand, und ragen dann als Septen in den

erweiterten Lungenhohlraum hinein, eine Septenbildung vortäuschend.

IV. Die Zahl der Knospen II. Ordnung ist in steter Abnahme begriffen, von den niederen zu den höheren Wirbeltieren.

V. Die Masse des Bindegewebes vermehrt sich immer mehr, von den niederen zu den höheren Wirbeltieren, dadurch der Erweiterung des centralen Hohlraumes und seiner Ausläufer erhöhten Widerstand entgegensetzend, sodass, statt eines Systems weiter, blasenartiger Räume, schliesslich ein System enger, langer Kanäle den dicken, bindegewebigen Sack durchzieht. (Vögel und Säuger.)

VI. Das Verzweigungssystem der Kanäle innerhalb der Lunge ist stets und ausschliesslich ein monopodiales.

VII. In jeder Lunge lässt sich, bis zu ihrem distalen Ende, ein Hauptkanal nachweisen — es ist der intrapulmonale Bronchus (Mesobronchus, Stammbronchus, bronche souche, etc.) die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus.

An dieser Stelle möchte ich den Herren Geheimrat Wiedersheim, Professor Kaestner, Keibel, Mehnert, Schauinsland, Privatdozent Dr. Spuler für die bereitwillige Ueberlassung des reichlichen und teils kostbaren Materials danken, sowie Dr. Godlewski für seine mir zur Verfügung gestellten Serienschnitte durch Säugerembryonen. Vor allem aber möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Hertwig meinen herzlichen Dank aussprechen für die mir in jeder Beziehung gewährte Unterstützung im Laufe dieser Arbeit.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Aeby: Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. 1880.
2. C. E. v. Baer: Ueber Entwicklungsgeschichte der Tiere. 1828.
3. Baer: Beitrag zur Kenntnis der Anatomie u. Physiologie der Athemwerkzeuge bei den Vögeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1895.
4. Born: Ueber Verwachsungsversuche an Amphibien-Larven. Archiv für Entwicklungs-Mechanik, Bd. IV.
5. Boll: Das Prinzip des Wachstums. 1878.
6. Campana: La Respiration chez les Oiseaux. 1875.
7. D'Hardiviller: La Ramification bronchique chez le Lapin. Bibliogr. anat. Vol. 4 (1896) — Vol. 5 (1897).
8. Derselbe: Dévelopement et Homologation des Bronches Principales chez les Mammitères. Thèse (Nancy 1897).
9. Derselbe: Dévelopement de la Ramification bronchique et Bronches épartérielles chez les Mammifères. Société de Biologie. 1896.
10. Derselbe: Homologation des Bronches chez le Lapin. Bibliogr. anat. 1897 (Vol. 5).
11. Eberth: Ueber den feineren Bau der Lunge. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 12. 1863.
12. Ecker: Anatomie des Frosches.
13. Foster und Balfour: Grundzüge der Entwicklungsgeschichte. 1876.
14. Fischelis: Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Lunge. Berlin 1885.
15. Fischer: Untersuchungen über vitale Färbung. Merckel und Bonnet, Anat. Hefte 1901. Bd. 16.
16. Gegenbaur: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1896.
17. Derselbe: Vergleichende Anatomie. II. Bd. 1901.
18. Gaupp: Anatomie des Frosches. 1901.
19. Goette: Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
20. Hasse: Ueber den Bau der menschlichen Lunge. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1892.
21. His: Zur Bildungsgeschichte der Lunge beim menschl. Embryo. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. 1887.
22. Hoffmann: in Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. 1890.
23. Justesen: Zur Entwicklung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugetierlunge. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. 56.
24. Kölliker: Mikroskopische Anatomie 1854.
25. Derselbe: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 1879.
26. Küttner: Studien über das Lungenepithel. Arch. f. pathol. Anat. v. Virchow. Bd. 66. 1876.
27. Maurer: Glatte Muskelzellen in der Cutis der Anuren und ihre Beziehungen zum Epithel. Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894.
28. Meckel: Ueber das Respirationssystem der Reptilien. Arch. für die Physiol. Bd. 4. 1818.

29. Milani: Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge: Zoolog. Jahrb. Bd. X und Bd. XII.
30. Miller: The Structure of the Lung. Journal of Morph. Vol. 8. 1893.
31. Minot: Human Embryology. New-York 1892.
32. Narath: Der Bronchialbaum d. Säugetiere u. d. Menschen. Bibl. med. Abt. A. Anatomie. Heft 3. 1901.
33. Derselbe: Die Entwicklung der Lunge v. Echidna aculeata. Denkschr. d. mediz. naturwiss. Ges. Jena. Bd. 5. 1894—1897.
34. Oppel: Beiträge zur Anatomie des Protopterus Anguineus.
35. Plehn, Marianne: Zum feineren Bau der Fischkiemen. Zoolog. Anz. Bd. XXIV. 1901.
36. Pouchet et Tourneaux:
37. Rathke: Ueber die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei d. Vögeln und Säugetieren. Bonn 1828.
38. Remak: Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855.
39. Robinson: Observations on the earlier stages in the Developement of the Lungs of Rats and Mices. Journ. of Anat. and Physiol. conducted by Humphrey, Turner and M'Kendrick. 1889.
40. Roché: Contributions à l'Etude de l'Anatomie comparée des Reservoirs aériens d'Origine pulmonaire chez les Oiseaux. Annales des Sciences Nat. Vol. 11. 1891.
41. Selenka: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Hühnchens. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. 1866.
42. E. Schulze: in Strickers: Lehre von den Geweben 1871.
43. Stannius: Handbuch der Zoologie. 2. Aufl. Berlin 1856.
44. Stieda: Einiges über Bau und Entwicklung der Säugetierlungen, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 30. Suppl. 1878.
45. Wiedersheim: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1883.
46. Zumbusch: Ueber d. Bronchialbaum d. Säuger u. Vögel. Sitzungsber. d. Ges. f. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg. 1900.

Tafel-Erklärung.

Tafel XXX.

Fig. 1a. Schema des Knospungsprozesses (zu S. 589) bei dem der intrapulmonale Bronchus in bronchifugaler Richtung Sprossen in die Lungenwand treibt.

Fig. 1b. Schema des Prozesses der Septenbildung (zu S. 589) bei dem, in Folge starker, lokalisierter Wucherung des Bindegewebes, das Epithel des Lungenlumens stellenweise immer weiter in letzteres, in bronchipetaler Richtung vorgetrieben wird, so dass Septen entstehen. (Der ursprünglich centrale Hohlraum ist schwarz gezeichnet — rot, was jedesmal durch diese 2 Prozesse neu hinzugekommen ist. Die Pfeile geben die Wachstumsrichtung an.)

Fig. 2a u. b. Schemata obiger 2 Prozesse (zu S. 598), wie sie sich beim Hühnchen darstellen würden, bei Bildung von zwei neuen, neben einander liegenden primären Lungenbläschen. Bei a (Knospung) hätte der Bronchus an zwei Stellen Knospen in die Lungenwand getrieben; bei b (Septenbildung) hingegen, wäre an drei Stellen, Hand in Hand mit der allgemeinen Ausweitung des intrapulm. Bronchus, die Lungenwand in diesen vorgewachsen, unter Bildung von drei Septen. Der zwischen ihnen übrig gebliebene Teil des Bronchus würde dann zu den zwei primären Lungenbläschen.

Fig. 3. Schemata zur Bildung der Lunge von Emys (zu S. 622). a der intrapulm. Bronchus, ein noch enges, die ganze Lunge durchziehendes Rohr, hat eine Anzahl Knospen, die primären Lungenbläschen, in die noch dicke Lungenwand getrieben. Bei b haben sich letztere unter starker Verdünnung der Lungenwand zu den Kammern (K) entwickelt, von denen hier die vier Dorsal- (DK) und die vier Ventralkammern (VK) sichtbar sind. Der Bronchus selbst hat sich ziemlich erweitert und sein Ende ist zur Endkammer (EK) geworden Die Kammern haben ihrerseits wieder Knospen getrieben, die Anlage der Nischen (N); c zeigt die Verhältnisse der ausgewachsenen Lunge. Die Kammern sind zu grossen, weiten Hohlräumen geworden, nur durch dünne, schlanke Septen von einander getrennt, welche nichts weiter, wie die zwischen ihnen übrig gebliebenen Wandteile sind. Zwischen den Kammern verschiedener Etagen liegen (Milanis) Querwände (QW), zwischen denen gleicher Etagen (Milanis) Längswände (Lg.W). Aus den Knospen II. Ordnung, welche von den Kammern abzweigen, entstanden die Nischen, die ihrerseits wieder Knospen. III. Ordnung, die zu den Crypten (Cr.) wurden, getrieben haben. Auch die Endkammer hat sich stark erweitert und Knospen getrieben; d Querschnitt der ausgewachsenen Lunge.

Fig. 4. Lunge von Emys lut (1,6 mm) aufgehellt. Man sieht die 3 grossen Querwände welche die lateralen Kammern trennen, den eindringenden extrap. Bronchus, die 1. Dorsal (D K.) und die Endkammer. (EK.)

Fig. 5. Lunge von Anguis frag. aufgehellt

Fig. 6. Lunge von Gehyra oceanica mit dem feineren Netzwerk der Gefässe, in das sich die Hauptgefässe aufgelöst haben.

Fig. 7. Lunge von Hatteria punctata; das jüngere Stadium a) von der Dorsal das ältere b) von der Ventralseite. Bei letzterem haben sich die Knospen vergrössert, vertieft, und ihrerseits Knospen II. Ordnung getrieben, so dass die Lunge ein ziemlich kompliziertes Netzwerk von Septen, d. h. von zwischen den einzelnen Knospen übrig gebliebenen Wandteilen zeigt. Auch im proximalen Lungenzipfel haben sich jetzt Knospen entwickelt.

Fig. 8. Lunge von Pelobates fuscus, zerfällt in 3 Teile: 1) weiter sackartiger, mehr oder weniger glattwandiger Teil, mit dem extrapulmonalen Bronchus der Reptilien vergleichbar, 2) mittlerer Teil, meist wie eine breite Einschnürung aussehend, die mit kleinen und sehr dichten Buckeln bedeckt ist, 3) grosser weiter Teil, mit grossen

Höckern. Bei a giebt das Hauptgefäss ganz unregelmässig eine Anzahl kleinerer Gefässe nach allen Seiten ab, welche in den Septen verlaufen, und teils mit einander anastomosiren. Bei b bilden die Seitengefässe schon ein dichtes Netzwerk, in dem man mit Mühe das Hauptgefäss bis zur Lungenspitze verfolgen kann.

Fig. 9. Lunge von Rana temporaria, ein einheitlicher, weiter Sack, mit relativ wenig Höckern zwischen welchen die unregelmässig vom Hauptgefäss abgehenden Seitenzweigen verlaufen.

Fig. 10. Lunge von Salamandra maculosa, sehr einfache Lunge, die aussieht wie eine meist einreihige Perlenschnur. Die Hauptgefässe geben gleichzeitig und in regelmässigen Abständen nach beiden Seiten Gefässe ab, die zwischen den einzelnen Perlen verlaufen. An einer Stelle (b) geht unregelmässig nach rechts ein Seitenzweig mehr ab, und dorten befindet sich auch eine Unregelmässigkeit in der Zahl der Höcker, nämlich rechts einer mehr wie links.

Tafel XXXI.

Lunge von Hühnchen.

Fig. 1 u. 2. 4. Tag. Quer- und Längsschnitt. Die Lunge ist ein dickes bindegewebiges Säckchen von schräg verlaufendem Kanal, dem Mesobronchus, durchsetzt, welcher mit einem primären Lungenbläschen endet. Er besitzt das typische hohe Cylinderepithel (Beschreibung Seite 596) um welches herum das Bindegewebe verdichtet und zusammengedrängt ist. Auch das peritoneale Epithel ist ein hohes Cylinderepithel, das ebenfalls eine Schichtung vortäuscht.

Fig. 3. 4. Tag. Querschnitt (Oelimmersion) durch das Mesobronchusende, mit dem typischen hohen Cylinderepithel. Die Zellkerne sind gegen einander verschoben und abgeplattet, die Zellen am einen Ende in einen dünnen Faden ausgezogen, der abwechselnd gegen das Lumen oder gegen die Basis des Epithels gerichtet ist. An günstiger Stelle lässt sich die Zelle durch die ganze Dicke des Epithels verfolgen (bei x). Die Kerne der in Mitose begriffenen Zellen sind stets in der Nähe des Lumens. Einzelne Keilzellen sind sichtbar. Das Bindegewebe ist um das Epithel herum verdichtet, seine Kerne abgeplattet.

Fig. 4 u. 5. 6. Tag. Längs- und Querschnitt. Am Mesobronchus sitzen 2 primäre Lungenbläschen, die zu den 2 ersten Bronchi diaphragmatici (Br. d.) werden. Sie gleichen in jeder Beziehung dem Lungenbläschen am Mesobronchusende Fig. 2. Das ganze Bindegewebe der Lungenwand hat sich sehr verdichtet, das peritoneale Epithel zu einem Pflasterepithel abgeflacht.

Fig. 6 u. 7. 7. Tag. Längs- und Querschnitt. Die ganze Lunge hat sich sehr vergrössert. Der Mesobronchus besitzt nun 4 dorsale Knospen, die zukünftigen Bronchi diaphragmatici, und eine ventrale, alle derjenigen am Mesobronchusende durchaus ähnlich. Das Epithel des Mesobronchus hat sich distalwärts allmählich zu einem Pflasterepithel abgeplattet, während aus dem ursprünglich hohen Cylinder-

epithel des Perithoneum nun ein richtiges Plattenepithel geworden ist.

Fig. 8. 8. Tag. Längsschnitt (Oelimmersion) durch ein prim. Lungenbläschen und 2 dieses begrenzende Septen. Ersteres zeigt das typische Sprossungsepithel; das Bindegewebe ist deutlich verdichtet gegen den Fundus des Bläschen, lockerer in den Septen, was besonders im Septum 1 ersichtlich, trotzdem dorten sich ein Blutgefäss befindet.

Fig. 9 u. 10. 8. Tag. Aufgehellte, rechte Lunge, 9. von der Dorsal, 10. von der Ventralseite. Die Lunge ist auf der Medialseite von einem distal breiten, proximal schmalen bindegewebigem Saum umgeben, (Sm) der in einer Ebene mit der Ventralseite der Lunge liegt, einzelne Bronchen sind in diesen hineingewachsen und haben sich, in dem wenig Widerstand bietenden Gewebe, sehr ausgedehnt und sind zu den Luftsäcken geworden, die alle Grade der Entwicklung zeigen, von clavicularen Luftsack (Cl. L.), der noch nicht über die Lungenoberfläche hervortritt, zum cervicalen Luftsack (CL.) bei dem dies schon geschehen ist, ohne dass noch eine Erweiterung stattgefunden hätte, während der hintere diaphragmatische Luftsack (hDL.) bereits angefangen hat, sich auszudehnen. Der abdominale (abd. L) und der vordere diaphragm. Luftsack (vDL.) hingegen kennzeichnen sich schon vollständig als Luftsäcke und zwar ist der erstere das Ende selbst des Mesobronchus. Ferner sieht man den I. II. und III. Bronchus diaphragmaticus und 5 Entobronchen (En. Br.) von denen die zahlreichen Lungenpfeifen (L.Pf.) abgehen.

Taf. XXXII.

Fig. 11. Anguis fragilis (5 cm) Längsschnitt, distales Ende. Der weite, intrapulmonale Bronchus ist mit Pflasterepithel ausgekleidet. Sein distales Ende zeigt das typische primäre Lungenbläschen wie beim Hühnchen (Fig. 2 Taf. XXXI.) Es hat eine Anzahl Knospen getrieben, die, mit typischem hohem Cylinderepithel ausgekleidet, sich ebenfalls als primäre Lungenbläschen erweisen. Proximal sind sie am grössten, die Lungenwand dementsprechend am dünnsten; distal nehmen sie immer mehr ab, bis schliesslich nur noch die erste Anlage derselben als Epithelverdickung wahrgenommen wird.

Fig. 12. Ditto (4 cm) Querschnitt durch das proximale Ende, wo der Bronchus in bronchifugaler Richtung eine Knospe in das Bindegewebe der Lungenwand getrieben hat. Er ist von einer circulär verlaufenden Muskelschicht umgeben, die unterbrochen ist an der Stelle wo die Knospe abgeht. Das Peritoneum zeigt Plattenepithel.

Fig. 13. Ditto Querschnitt mehr gegen die Mitte an der Abgangsstelle von 4 Knospen.

Fig. 14. Ditto (5 cm) Längsschnitt (Oelimmersion) durch das primäre Lungenbläschen am Ende des intrapulm. Bronchus — sein Aussehen entspricht ganz dem beim Hühnchen (Fig. 2 und 3. Taf. XXXI.)

Fig. 15 u. 16. Ditto (7 cm). Längs- und Querschnitt. Schon ziemlich ausgebildete Verhältnisse: Dünnwandiger Sack mit schmalen, in den centralen Hohlraum vorspringenden, am Ende durch Muskulatur kolbig verdickten Septen, welche die zwischen den, unterdessen weit und tief gewordenen, primären Lungenbläschen (-Nischen) übrig gebliebenen Wandteile sind. Die Nischen haben ihrerseits wieder Knospen 2. Ordnung, die zukünftigen Crypten getrieben. Das Bindegewebe der Lungenwand ist dünner, spärlicher geworden, also das umgekehrte Verhalten wie beim Hühnchen, wo mit dem Wachstum der Lunge das Bindegewebe dichter, reichlicher wurde.

Fig. 17. Ditto (7 cm). Längsschnitt (Oelimmmersion) zeigt im Vergleich mit Fig. 14 die Veränderungen, die mit dem primären Lungenbläschen im Verlauf seiner Entwicklung vor sich gegangen sind. Während das Pflasterepithel des intrapulm. Bronchus, durch die allgemeine Erweiterung des centralen Hohlraumes, zu einem Plattenepithel, ähnlich dem des Peritoneums, wurde, hat sich das hohe Cylinderepithel der primären Lungenbläschen erst zu einem Pflasterepithel abgeplattet, unter starker Erweiterung des Lumen — eine Erweiterung die Hand in Hand geht mit dem Dünnerwerden des Bindegewebes der Lungenwand, und der damit verbundenen Abnahme seiner Widerstandskraft. Durch diese Erweiterung sind auch die zwischen 2 Lungenbläschen gelegenen Wandteile dünn und schlank geworden, und ragen als lange, dünne Septen in den Lungenhohlraum vor. Die Keilzellen sind verschwunden. Dicke Muskulatur und meist auch ein Blutgefäss befinden sich in den Septen.

Fig. 18 u. 19. Gehyra oceanica (2,8 cm). Längs- und Querschnitt. Aehnliche Verhältnisse wie bei Anguis frag. (Fig. 11 und 12), nur ist das Bindegewebe der noch recht dicken Lungenwand weniger dicht.

Fig. 20. Ditto Längsschnitt (Oelimmersion) durch 2 primäre Lungenbläschen nahe am Mesobronchusende gelegen. Das linke zeigt die 1. noch seichte Einsenkung der Oberfläche, das rechte ist schon tiefer in die dicke, dichte Lungenwand eingedrungen. Die Verhältnisse entsprechen genau denen von Anguis (Fig. 14).

Fig. 21 u. 22. Ditto (3,2 cm). Längs- und Querschnitt. Die primären Lungenbläschen sind zu Nischen geworden, die jedoch ihrerseits noch keine Knospen getrieben haben, wie dies bei Anguis (Fig, 15 und 16) der Fall war.

Fig. 23. Ditto (3,2 cm). Längsschnitt (Oelimmersion). Ein im Vergleich mit Fig. 20 viel weiter vorgeschrittenes primäres Lungenbläschen, das aber noch jünger ist, wie das von Anguis (Fig. 17), denn die Zellen sind überall noch weniger abgeplattet, die Septen weniger hoch und dünn, auch sind noch einzelne Keilzellen vorhanden. Hingegen ist die Muskulatur schon eine sehr starke. Das Bindegewebe zeigt auch hier eine fortschreitende Verdünnung im Vergleich zum früheren Stadium.

Fig. 24 u. 25. Hatteria punctata (0,3 und 0,4 cm). Zwei Querschnitte von 2 verschieden weit entwickelten Stadien.

Fig. 26. Ditto (0,4 cm). Querschnitt (Oelimmersion) einer Nische und zweier angrenzender Septen.

Fig. 27. Ditto (0,55 cm). Längsschnitt. (Das Bild entspricht ganz dem des Querschnittes.) Die Entwicklung der Lunge ist auf die gleiche Weise vor sich gegangen wie bei Anguis und das Endresultat ist das Gleiche: dünnwandiger Sack, in den lange, schlanke Septen hineinragen, die auch hier eine Septenbildung vortäuschen, während sie aus dem Knospungsprozess hervorgegangen sind.

Fig 28. Lacerta muralis (2,5 cm) Längsschnitt. Der intrapulmonal erweiterte Bronchus hat zuerst eine hier ziemlich weit entwickelte Knospe in die proximal gerichtete Spitze (Sp.) und darauf die übrigen ventralen Knospen getrieben, während die später angelegten dorsalen Knospen noch klein sind.

Fig. 29. Ditto (3,5 cm) Längsschnitt. Der intrapulm. Bronchus hat sich erweitert, die frühzeitig angelegten ventralen Knospen sind zu den grossen ventralen Nischen geworden, von denen 10 ziemlich vorgeschritten sind in der Entwicklung und ihrerseits Knospen, die zukünftigen Crypten, getrieben haben. Die dorsalen und die distalen ventralen Knospen sind noch in der Entwicklung begriffen. Man sieht hier gut, wie der Verzweigungsmodus auch der Bronchi III. Ordnung ein ausschliesslich monopodialer ist.

Fig. 30. Ditto (3,5 cm). Querschnitt.

Fig. 31. (3,5 cm). Längsschnitt zweier Nischen mit ihren Knospen und den Septen.

Fig. 32. Lacerta vivipara (5,5 cm). Querschnitt. (Das Bild entspricht ganz dem des Längsschnittes.) Die vielen Nischen und Crypten haben sich sehr vergrössert und geben ein ziemlich complicirtes Bild, je nach dem sie getroffen sind.

Fig. 33. Emys lutea (0,9 cm). Längsschnitt. Der intrapulm. Bronchus, nur in seinem proximalen Teil noch mit hohen Cylinderepithel, sonst mit Pflasterepithel ausgekleidet, durchzieht als relativ enges Rohr die ganze Lunge und endigt mit einem primären Lungenbläschen. Dorsal hat er 4 Knospen abgegeben, die später zu den Dorsalkammern werden, ventral deren ebenfalls 4, von denen aber auf diesem Schnitt nur die 3. und 4. zu sehen sind. Die zuerst angelegten lateralen Knospen müssen gegen den Leser vorspringend gedacht werden.

Fig. 34. Ditto (0,9 cm.) Querschnitt durch die proximale Lungenhälfte. Der horizontale Anfangsteil des intrapulmonalen Bronchus ist an der Stelle getroffen, wo er caudalwärts umbiegt und zugleich 3 Knospen abgiebt eine laterale, die zur 1. Lateralkammer (L_1) wird, 1 ventrale, und 1 dorsale, die zukünftige 1. Ventral- und 1. Dorsalkammer (V_1 und D_1) siehe Schema III a Tafel I). Letztere sind noch auf dem Stadium von primären Lungenbläschen, während erstere schon weiter entwickelt ist. Alle 3 stehen in direkter Communication mit dem intrapulmonalen Bronchus, sind also Knospen des letzteren.

Fig. 35. Ditto (1,6 cm). Das Netzwerk der Lunge, die grossen und kleinen Septen zeigend. Letztere begrenzen die Crypten.

Fig. 36. Ditto (1,6 cm). Längsschnitt. Ziemlich entwickelte Lunge. Der intrapulmonale Bronchus ist ziemlich weit, sein Ende zur grossen Endkammer (E.K.) geworden. Die ventralen und dorsalen Knospen sind auf dem Schnitt alle getroffen, wenn auch bei zweien die Communication mit dem intrapulm. Bronchus fehlt; sie sind unter starker Verdünnung der Lungenwand zu den Kammern geworden und haben ihrerseits wieder Knospen II. und III. Ordnung getrieben, aus denen die Nischen und Crypten entstanden. Die zwischen ihnen übrig gebliebenen Wandteile sind nur noch schmal und ragen als dünne Wände (Längs- und Querwände) in das Innere der Lunge vor.

Fig. 37. Ditto (1,6 cm). Querschnitt. Der intrapulm. Bronchus ist an der Stelle getroffen, wo er sich in die 3. Ventralkammer öffnet. Bei (*) ist die schon schmal gewordenene Brücke, wo einige Schnitte weiter auch die 3. Dorsalkammer mit dem intrapulm. Bronchus in Verbindung steht, woraus hervorgeht, dass Dorsal- und Ventral-Kammern, wenn auch dicht neben einander, so doch getrennt in den Bronchus münden. Man sieht ferner die 2. Lateralkammer, und da die Querwände zwischen den Lateralkammern schräg verlaufen, auch noch etwas von der 1. Lateralkammer. In den Septen verläuft eine ziemlich reichliche Muskulatur.

Fig. 38. (Siehe Taf. XXXIII) Crocodilus biporcatus (6 cm). Querschnitt. Der central verlaufende, intrapulmonale Bronchus hat in das dicke und dichte bindegewebige Säckchen 3 Knospen getrieben: 1 mediale, 1 ventrale, 1 laterale — letztere beiden weisen ihrerseits wieder je 2 Knospen auf, die alle typische primäre Lungenbläschen sind.

Fig. 39. Ditto (10,3 cm). Längsschnitt. Der intrapulmonale Bronchus durchzieht die ganze Lunge als einheitliches Gebilde. Seine Knospen, (die primären Lungenbläschen von Fig. 38, Taf. XXXIII) haben sich zu den Kammern ausgewachsen, die in ihrem Anfangsteil nur wenig erweitert, den Eindruck von Gängen, resp. Bronchi II. Ordnung machen, während ihr Endteil zu weiten Räumen, gleich denen bei Emys, geworden sind. Die zwischen ihren Anfangsstrecken erhaltenen Wandteile sind durch diese geringe Ausdehnung verhältnismässig dick geblieben; dadurch rufen sie den Eindruck von eigentlichen Septen weniger hervor, wie bei den übrigen Reptilien, trotzdem sie genau wie diese entstanden sind. Sie gleichen mehr den Septen beim Hühnchen (siehe Fig. 9, Taf. XXXI). Die Knospen II. und III. Ordnung sind zu Nischen und Crypten geworden.

Fig. 40. Ditto (10,5 cm). Querschnitt.

Taiel XXXIII.

Fig. 38. (Erklärung siehe Taf. XXXII.)

Fig. 41. Crocodilus (madagass.) 10,5 cm (Oelimmersion). Längsschnitt noch nicht ganz fertig entwickelter Nischen, von denen die eine angeschnitten ist. Aus dem hohen Cylinderepithel ist ein Pflasterepithel geworden. Die Muskulatur ist stark entwickelt und verläuft teils

cirulär um die Nischen, teils in der Längsrichtung der Septen. (Bei (*) sieht man die Gabelungsstelle von Längs- und circulären Muskelzügen.

Fig. 42. Salamandra maculosa (2,5 cm). Querschnitt. (Das Bild entspricht ganz dem des Längsschnittes.) Die Lunge stellt ein dickwandiges Säckchen mit relativ weitem, intrapulmonalem Bronchus dar. Die Wand besteht aus ziemlich lockerem Bindegewebe mit vielen Blutgefässen. Mit Mühe lässt sich die epithaliale Auskleidung des intrapulm. Bronchus als ein sehr dünnes Häutchen von durchaus platten Zellen unterscheiden. Ebenso ist der peritoneale Ueberzug von dünnem Plattenepithel schwer erkenntlich. Nirgends, auch nicht am Ende des intrapulm. Bronchus ist eine Spur von Sprossungsepithel mit seinen charakteristischen hohen Cylinderzellen nachzuweisen.

Fig. 43. Ditto (4 cm). Längsschnitt. Die Lunge hat sich unter starker Erweiterung des centralen Hohlraumes und Verdünnung ihrer Wand zu einem weiten Sack entwickelt an welchem schon perlschnurartige Ausbuchtungen zu erkennen sind, je zwischen 2 Blutgefässen eines; erstere sind die festen, dieser Ausbuchtung Widerstand bietenden Punkte, die später als Septen in den Hohlraum hineinragen.

Fig. 44. Ditto (4 cm). Querschnitt durch die Lunge. Der intrapulm. Bronchus hat sich stark erweitert, unter Dehnung und Verdünnung der Wand, wodurch das Hauptgefäss aus dem Gewebe an die Oberfläche gelangt ist und als Wulst auf der Lunge verläuft. Das Epithel des intrapulmonalen Bronchus ist, ebenso wie das des Peritoneum, überall ein Plattenepithel. Das Bindegewebe, in welchem nun schon Muskelfasern, mit merkwürdig langgestreckten Kernen, und viele kleine Gefässe sich befinden, ist spärlich und locker. Die Muskulatur befindet sich hauptsächlich in den Septen.

Fig. 45. Ditto (5,5 cm). Längsschnitt. Die Ausbuchtungen der Lungenwand zwischen den festen Punkten, den Septen, sind tiefer geworden, so dass letztere nur anscheinend tiefer in den Hohlraum vorragen.

Fig. 46. Ditto (5,5 cm). Querschnitt; distales Ende, noch ziemlich primitives Verhalten, indem die Lungenwand noch dick ist und Muskulatur ganz fehlt. Viele Blutgefässe.

Fig. 47. Ditto (5,5 cm). Querschnitt. Mitte, hochentwickelt. In dem spärlichen lockeren Bindegewebe viele Muskelfasern, die in den Septen am reichlichsten sind, spärlich in den Ausbuchtungen. Auch das Hauptgefäss besitzt jetzt eine muskulöse Wand; das Epithel ist überall durchaus platt.

Fig. 48. Ditto (6,5 cm). Flächenschnitt durch ein Septum. Das um die Lunge circulär verlaufende Gefäss ist zweimal getroffen, ebenso das Epithel des intrapulm. Bronchus. Zwischen letzterem befindet sich die dicke Lage circulär um die Lunge verlaufende Muskulatur.

Fig. 49. Rana temporaria (2,8 cm). Längsschnitt. (Das Bild entspricht ganz dem des Querschnittes). Diese ganz junge Lunge zeigt ähnliche Verhältnisse wie die von Salamandra (Fig. 42). nur sind die Zellen und ihre Kerne bedeutend kleiner, das Pigment reichlicher.

Auch hier ist die Lungenwand relativ dick, das Bindegewebe derselben locker, das pulmonale und das peritonele Epithel durchaus von Plattenzellen gebildet.

Fig. 50. Ditto (3,2 cm). Querschnitt. Der intrapulm. Bronchus hat sich ausserordentlich erweitert unter starker Verdünnung der Lungenwand. Das Epithel ist ein Plattenepithel, bis auf 2 Stellen, wo die grossen Blutgefässe und etwas reichlicheres Bindegewebe sich befinden. An diesen Stellen hat es sich umgewandelt, und ist an der einen zu einem Pflasterepithel, an der anderen zu einem bewimperten, hohen Cylinderepithel geworden. Dicht bei letzterer Stelle sieht man eine Ausbuchtung der Lungenwand. Auch in dieser befindet sich nur Plattenepithel, wie sonst überall in der Lunge, bis auf die 2 vorgenannten Stellen.

Fig. 51. Ditto (3,2 cm). Querschnitt (Oelimmersion). Man sieht das eine der 2 grossen Blutgefässe, von reichlicherem Bindegewebe und Muskulatur umgeben. Das Peritoneum weist ein Plattenepithel auf, während das des intrapulm. Bronchus an dieser Stelle aus hohen, bewimperten Cylinderzellen besteht, die nach beiden Seiten allmählich immer niedriger werden unter Verlust ihrer Wimpern, bis sie in das Plattenepithel der übrigen Lungenwand übergehen.

Fig. 52. Pelobates fuscus (4,5 cm). Längsschnitt. Die Lunge zerfällt in 3 Teile. 1. Weiter Sack mit wenig Septen; 2. röhrenartiger Teil, in dem sich der intrapulm. Bronchus nur wenig ausdehnen konnte, da sich frühzeitig eine kolossale Muskulatur und reichliche Blutgefässe in der Wand entwickelten und ihn sphincterartig umgeben Er hat zahlreiche, dicht bei einander liegende Ausbuchtungen in die Räume zwischen Muskulatur und Blutgefässen getrieben, die oft so dicht bei einander liegen, dass ihre Wände, mit dem äusseren peritonealen Epithel, oft unter Einschluss von Resten der Leibeshöhle mit einander verschmelzen; 3. weiter Sack mit dünner Wand und niedrigen Septen die je ein Blutgefäss und etwas Muskulatur aufweisen. Zwischen letzteren, die wie Reifen eines Fasses wirken, buchtet sich die Lungenwand aus.

Fig. 53. Ditto (4,5 cm). Querschnitt durch Teil 3. Lungenwand dünn, aus spärlichem Bindegewebe und 2 Lagen Plattenepithel. Muskulatur und Blutgefässe in den noch niedrigen Septen.

Fig. 54. Ditto (7 cm). Längsschnitt durch Teil 2. In den Septen die kolossale, den engen, röhrenartigen, intrapulmonalen Bronchus sphinkterartig umgebende Muskulatur. Von diesem führen Oeffnungen, die siebartig seine Wand durchbohren, in weite Nischen, deren Wände teilweise mit einander verschmolzen sind, was hauptsächlich am Pigment, das sich in und direkt unter dem Peritoneum befindet, erkenntlich ist. Distal geht Teil 2 in Teil 3 über. Hier nimmt die Muskulatur ab, der intrapulmonale Bronchus wird sehr weit, die Lungenwand dementsprechend dünn, die Septen lang und schlank.

Fig. 55. Ditto (7 cm). Querschnitt durch Teil 2. Am Pigment erkennt man wo es sich um Leibeshöhle in der Lungenwand handelt. Man sieht wie tief sie zwischen die einzelnen Ausbuchtungen geht.

Fig. 56. Ditto (7,0 cm). Querschnitt durch Teil 3. Die Lungenwand ist nach allen Seiten stark ausgebuchtet, so dass die, auf früheren Stadien kurzen, dicken Septen centrifugal in die Länge gezogen und dadurch lang und schlank geworden sind.

Fig. 57. Ditto (7,0 cm). Querschnitt. 2 neben einander liegende Ausbuchtungen deren Wände teilweise miteinander verschmolzen sind. An 2 Stellen hat sich die dabei eingeschlossene Leibeshöhle mit dem peritonealen Epithel noch erhalten, während letzteres an anderer Stelle schon resorbiert wurde. Das reichliche Pigment befindet sich fast ausschliesslich im Peritoneum dicht darunter oder in der Nähe der Blutgefässe, während es ganz fehlt um und unter dem bronchalen Epithel.

Fig. 58. Ditto (7,0 cm). Querschnitt (Oelimmersion). Das Bindegewebe und die Muskelzellen der Lungenwand bilden ein weites Maschen- oder Lacunensystem in welchem das Blut circuliert.

Fig. 59. Echidna aculeata nach Narath. Junger Embryo (45) mit dicker Lungenwand, in welche der noch wenig erweiterte intrapulm. Bronchus eine Anzahl Sprossen getrieben hat. Diese Lunge gleicht sehr denen von Reptilien und Vögeln in den entsprechenden Stadien und schliesst sich an diese an.

Fig. 60. Ditto nach Narath eben geborenes Tier (47). Die Lunge ist zu einem weiten, dünnwandigem Sack geworden, in dessen Inneres lange, schlanke Septen vorspringen. Das Bild gleicht dem von Reptilienlungen z. B. Hatteria (Fig. 27) noch mehr aber Emys (Fig. 36 Taf. XXXII).

Fig. 61. Lepus cuniculus (15 mm). Längsschnitt, distales Ende. Der intrapulm. Bronchus, nicht nur proximal wie z. B. beim Hühnchen und Emys, sondern in seinem ganzen Verlauf mit hohem Cylinderepithel ausgekleidet, hat eine Anzahl Knospen, primäre Lungenbläschen getrieben; die eine Knospe ist erst auf dem Stadium einer epithelialen Verdickung. Um die Bläschen ist das sonst noch ziemlich lockere Bindegewebe ziemlich verdichtet; das Bild schliesst sich an das von Emys, Krokodil und Vögel eng an, der Verzweigungsmodus scheint auch hier, wie bei allen vorstehend untersuchten Wirbeltieren, ein durchaus monopodialer zu sein.

Fig. 62 u. 63. Ditto (17 mm). Querschnitt und Längsschnitt (Oelimmersion) durch ein primäres Lungenbläschen, dessen Verhältnisse genau denen aller primären Lungenbläschen bei Reptilien und Vögeln entsprechen (siehe Tafel XXXII).

Gemeinsame Bezeichnungen.

Ab. = Ausbuchtung
B. = Bindegewebe
Bl. G. = Blutgefäss
Br. = Bronchus
- *M.Br.* = Mesobronchus
- *E.Br.* = Extrapulmonaler Bronchus
- *I.Br.* = Intrapulmonaler Bronchus

Cr. = Crypten
D. = Darm
d. = dorsal
E. = Epithel
- *h. cyl.E.* = hohes Cylinder
- *Pf.E.* = Pflaster
- *Pl. E.* = Platten
- *P.E.* = Peritoneales
- *L.E.* = Lungen

K. = Kammern
Kz. = Keilzellen
l. = lateral
m. = medial
M. = Mitosen
Ms. = Muskulatur
N. = Nischen
Pr.Lb. = Primäres Lungenbläschen
P. = Pigment
S. = Septen
T. = Trachea
v. = ventral

Die Umrisse der Zeichnungen sind mit dem Zeisschen Zeichenspiegel gezeichnet, und die meisten derselben dann um $^1/_3$ verkleinert worden, worauf die Details eingetragen wurden, mit freier Hand nach der starken Vergrösserung. Wo es sich um Oelimmersion (mit Ocular 4) handelt, ist dies speziell in der Lungenbeschreibung angegeben. Die Zahlen neben den Zeichnungen geben die Stärke der Vergrösserung an.

Weiteres über das „Trophospongium“ der Nervenzellen und der Drüsenzellen des Salamander-Pankreas.

Von

Prof. Dr. **Emil Holmgren.**

Hierzu Tafel XXXIV und 3 Textfiguren.

In der letzten Zeit habe ich einige Abhandlungen veröffentlicht, worin ich berichtete, dass ich durch eine von mir ausgearbeitete Methode bei verschiedenen Zellarten eigentümliche intrazelluläre Netze darzustellen vermocht hätte, die ohne Zweifel mit den schon vorher von mir entdeckten intrazellulären „Saftkanälchen“ in einem gewissen intimen Zusammenhange stehen.[1] [2] Ich habe diese Netze, die nach meiner Ueberzeugung aus anderen, multipolar gestalteten Zellen stammen, als „Trophospongien“ bezeichnet, weil ich gefunden habe, dass sie den trophischen Verhältnissen oder dem Stoffwechsel der fraglichen Zellarten dienen.

Die Methode, wodurch ich zu den angedeuteten Befunden gekommen bin, ist sehr leicht verwendbar, auch mit Bezug auf ihren Erfolg vergleichsweise sicher, und besteht aus folgenden Prozeduren:

1. Fixierung in 2,5 %—5 % Trichlormilchsäurelösung — 24 Stunden.
2. 50°, 60°, 70°, 82° und 96° Spiritus während je 24 Stunden.
3. Einbettung in Paraffin durch Xylol oder — hinsichtlich der Schnittanfertigung — viel besser durch das Heidenhainsche Schwefelkohlenstoff-Verfahren.[3])
4. Schnitte von höchstens 4—5 μ.

[1]) Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. 18. H. 2. 1901.

[2]) Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. Anat. Anz. Bd. 20, No. 18. 1902.

[3]) Ich verwende nunmehr bei fast jeder histologischen Arbeit anstatt Xylol oder Chloroform Schwefelkohlenstoff, weil das so behandelte Material fast unvergleichlich leicht und gut zu schneiden ist.

5. Färbung in Weigerts Resorcin-Fuchsinfarbe 24—48 Stunden. (Die Farbelösung muss immer neu bereitet sein; man kann dieselbe Flüssigkeit nur einmal benutzen.)
6. Absol. Alcohol, Xylol, Canadabalsam.

Die Resorcin-Fuchsinfarbe verwende ich so, dass ich die eben hergestellte, abgekühlte und filtrierte Spirituslösung (in der Regel ungefähr 150 cbcm) mit 96° Spiritus bis 190 cbcm verdünnt, wonach ich 4 cbcm Salzsäure zusetze. Nach 24 Stunden nehme ich ein Präparat aus dem Gläschen heraus, spüle mit 96° Spiritus ab und sehe es mit schwacher Vergrösserung an. Ist dasselbe noch bleich, so lasse ich sämtliche Präparate noch 24 Stunden in der Flüssigkeit liegen. Dann sind sie in der Regel gut gefärbt. — Mitunter kann es vorteilhaft sein, die gefärbten und mit Alkohol behandelten Schnitte eine Stunde oder mehr mit $^1/_2$ % Chromsäurelösung weiter zu behandeln. Die Schnitte können dadurch bisweilen klarer und deutlicher werden.[1])

Fig. 1 giebt eine spinale Nervenzelle des Kaninchens wieder, die durch Unna's Orceïnfarbe tingiert worden ist. Die Farbe hat die lamelläre Kapsel der Nervenzelle scharf tingiert; dagegen sind die mehr oder weniger protoplasmareichen Zellen ungefärbt geblieben, die zwischen der genannten Kapsel und der Nervenzelle selbst vorhanden sind. Durch die von Ramon y Cajal und seitdem auch von Retzius vermittelst der vitalen Methylenblaumethode ausgeführten Studien wissen wir, dass diese Zellen, die man auf Grund ihrer Lage intrakapsuläre Zellen nennen kann, multipolar gestaltet sind und mit ihren protoplasmatischen Ausläufern die Nervenzellen korbförmig umgreifen. Färbt man dagegen ein ähnliches, mit Trichlormilchsäure fixiertes Material durch Weigerts Resorcin-Fuchsinfarbe, so bekommt man Bilder, wie es in der Fig. 2 wiedergegeben worden ist. Man findet die intrakapsulären Zellen dunkel tingiert, während die Nervenzelle selbst nur vergleichsweise schwach und hell gefärbt ist. Von den intrakapsulären Zellen dringen mehr oder weniger zahlreiche, in ähnlicher Weise dunkel

[1]) Bekanntlich ist diese Nachbehandlung, und zwar bei Elastinfärbung, schon vorher von Minervini (Zeitschr. f. Wiss. Mikrosk. Bd. 18, Heft 2, 1901) vorgeschlagen worden.

gefärbte feine und körnige Verzweigungen in die Nervenzelle hinein, um sich hier vielfach zu teilen und durch Verbindungen ihrer Zweige ein intrazelluläres Netz zu bilden, das „Trophospongium“. Wie an den wiedergegebenen Zellen zu sehen ist, breitet sich dieses, gewiss exogene Netzwerk innerhalb des Endoplasmas aus, während das Exoplasma in überwiegender Weise von solchen Netzen frei ist.

In der Fig 3 ist eine spinale Nervenzelle vom Igel wiedergegeben. Man findet hier, dass innerhalb eines grossen Teils des Zellenkörpers ein „Trophospongium“ nicht zu sehen ist, was gewiss nicht von einer unvollständigen Färbung abhängt. Diese letztere ist nämlich in dem fraglichen Präparate sehr scharf und distinct.

In den demonstrierten Zellen sind die einzelnen Netzteile kompakt und fast durchaus gleichförmig. In der Fig. 4 dagegen, die drei spinale Nervenzellen eines jungen Kaninchens darstellt, sieht man, dass hier und da innerhalb der Netzteile Tröpfchen oder spaltenartige, mit keinem der gewöhnlichen Tinctionsmitteln tingierbare Bildungen entstanden sind. Fast überall kann man an diesen Spalten — meinen früher beschriebenen „Saftkanälchen“ entsprechend — dunkelgefärbte Wandungen beobachten, die direkt in die kompakten Netzzweige übergehen. — In der Fig. 5, die eine spinale Nervenzelle einer Katze wiedergiebt, findet man ähnliche Netzspalten viel zahlreicher, auch bedeutend dilatiert, und hier und da ist es unmöglich, eine deutliche, dunkelgefärbte Abgrenzung der Spalten zu sehen.

Vergleicht man nun in anderer Weise konservierte und tingierte spinale Nervenzellen (z. B. Sublimat-Pikrinsäure, Toluidin-Erythrosin), dann kann man sich leicht davon überzeugen, teils dass „Saftkanälchen“ und Tigroidsubtanz immer an dieselbe Region der Nervenzelle gebunden sind, teils auch dass die vergleichsweise reichlichste Tigroidansammlung fast stets neben den weitesten „Saftkanälchen“ auftritt. Durch Reizung mit einem schwachen Faradischen Strome kann man gleichzeitig eine Vermehrung und Erweiterung der „Saftkanälchen“ und eine Vermehrung der Tigroidsubstanz hervorrufen, was alles, meiner Meinung nach, für einen causalen Zusammenhang zwischen den „Saftkanälchen“ und der Tigroidsubstanz zu sprechen scheint. —

Ich glaube, dass die fraglichen Befunde uns dahin leiten müssen, anzunehmen, dass die oben erwähnten exogenen Netze der Nervenzellen mit den Stoffwechselprozessen dieser Zellen in irgend einer Weise etwas zu thun haben, und ich habe deshalb diese Netzwerke als „Trophospongien" bezeichnet.

Wie sollen wir nun denken, dass die „Saftkanälchen" aus den Netzteilen der „Trophospongien" hervorgehen?

Wir müssen wohl zunächst eine lokale Veränderung des Aggregatenzustandes annehmen, einer Umwandlung der Netzteile selbst von einem vergleichsweise mehr festen zu einem flüssigen Zustande, ähnlich wie die Sekretgranula aus Körnchen in Tröpfchen übergehen. — In der That findet man bei einem genaueren Studium der fraglichen strukturellen Verhältnisse, dass ehe die Netzteile der „Trophospongien" verflüssigt werden, sie zuerst anschwellen, dicker werden und in der Mitte oder — wie nicht so selten — mehr in der Kante derselben weniger tingierbar, bis sie endlich an den so veränderten Stellen nicht mehr färbbar sind, sondern ein spalten- oder kanälchenartiges Aussehen angenommen haben.

Von dieser Auffassung ausgehend, wird es uns vielleicht nicht schwierig zu verstehen, warum man bei stärkerer Kanälchenbildung hier und da — obwohl gewiss nicht immer — keine eigentlichen Wände an den „Saftkanälchen" finden kann; denn es liegt wohl in solchen Fällen nicht allzu fern anzunehmen, dass die ganzen Netzteile verflüssigt worden sind. Dass dieselben verflüssigten Netzteile bei einer nachfolgenden Phase der physikalisch-chemischen Prozesse als kompakte Netzteile wiederkehren sollten, scheint mir undenkbar; man muss vielmehr, wie ich meine, annehmen, dass sie in diesen Prozessen ganz aufgehen. — Ehe ich noch die eigentliche Natur der „Trophospongien" — als exogene Zellfortsätze — hatte erweisen können („Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen." Anat. Hefte. Bd. 15, 1900) und dieselben noch generell „Kapselfortsätze" nannte, sagte ich (p. 42): „Bei den maximal dilatierten Kanälchen dagegen ist die Wand so extendiert, dass diese, ihrer Zartheit wegen, vergleichsweise schwieriger darstellbar wird." — An der Hand meiner jetzigen electiven Färbungen, die mir eine viel besser begründete Auffassung geben können, scheint es mir jedoch ziemlich zweifelhaft, ob man immer überhaupt von

einer eigenen Wand sprechen kann. Ich glaube vielmehr, wie ich schon oben angedeutet habe, dass ganze Netzteile völlig verflüssigt werden können. Dies bedeutet jedoch etwas ganz anderes, als wenn man sagen wollte, dass die „Saftkanälchen“ autochton im Nervenzellprotoplasma entstanden wären, — eine Auffassung, die von einigen Forschern (z. B. Studnicka) ausgesprochen ist, die ich jedoch immer bestritten habe.

Ich vermeine, dass wir eben in diesen, die verschiedenen Teile der „Trophospongien“ eventuell vernichtenden, flüssigmachenden Umsetzungen eine genügende Erklärung finden können, warum man eine fast unendlich grosse Variation in der Verbreitung der „Trophospongien“ innerhalb der Nervenzellen findet. Mitunter tritt nämlich das „Trophospongium“ nur an einer beschränkten Stelle der Peripherie der Nervenzelle auf, ein anderes Mal innerhalb des ganzen Zellkörpers, aber mit sehr wenigen Netzteilen, ein anderes Mal endlich (wie in der Fig. 2) mit sehr reichlichen Verzweigungen im Endoplasma u. s. f. — Die „Trophospongien“ stellen ja in der That Verzweigungen der intrakapsulären Zellen dar; und wir können wohl oft pseudopodienartigen Zellsprossungen eine mehr oder weniger ausgesprochene Mobilität zuerkennen. Ich meine deshalb, dass die „Trophospongien“ keine in ihrer allgemeinen Konfiguration und Ausbreitung innerhalb idealer Nervenzellen fixen Bildungen seien, sondern in dieser Hinsicht vielmehr einem stetigen Wechsel unterworfen sind, der von den intrazellulären physikalisch-chemischen Proceduren abhängt. Sie können — wie ich denke — unter Verflüssigung ihrer Netzteile, diese letzteren für das Leben der Nervenzellen, den sie angehören, opfern, um im nächsten Augenblick die verflüssigten Teile durch neue Sprossungen zu ersetzen. — Je nach der Intensität der Stoffwechselprozesse kann indessen die Verflüssigung gewiss fast ebenso oft nur die zentralen Teile der Netzzweige, nicht die ganze Masse derselben in Anspruch nehmen, so auch in der Regel mit Bezug auf die Zellkörper selbst der intrakapsulären Zellen. Es entstehen dabei Kanälchenbildungen, die ausschliesslich durch das Protoplasma der intrakapsulären Zellen resp. deren Verzweigungen abgegrenzt werden — Mögen die „Saftkanälchen“ nun innerhalb der zentralen Teile der Netzzweige liegen oder durch Verflüssigung der ganzen Masse der letzteren entstanden sein,

genetisch gehören sie jedoch niemals dem Nervenzellprotoplasma sondern den intrakapulären Zellen an.

Der in Betreff unserer Kenntnis der pathologischen Veränderungen der Nervenzellen so verdiente Forscher Ernesto Lugaro hat die Vermutung ausgesprochen, dass die cystösen Alterationen der spinalen Nervenzellen durch Obliteration meiner „Saftkanälchen" zustande kommen sollten. Es scheint mir indessen fraglich, ob eine solche Auffassung richtig sein kann. Die „Saftkanälchen" sind kaum als wahre Röhrchenbildungen aufzufassen. Ich glaube nicht mehr, dass sie eine eigentliche circulatorische Einrichtung — wie ich es selbst früher und auch der verdiente Neurologe Pugnat geglaubt haben —, ein Dränagesystem der Nervenzelle darstellen. Eine solche Auffassung ist gewiss allzu schematisch, ja, wie ich jetzt glaube, irreleitend. — Die „Saftkanälchen" stellen, meiner gegenwärtigen Meinung nach, zunächst den morphologischen Ausdruck einer gewissen Phase der stofflichen Einwirkungen der Nervenzelle und der gehörenden intrakapsulären Zellen aufeinander dar.

Ich habe in einem früheren Aufsatze (l. c. 2) erwähnt, dass es mir durch meine oben näher beschriebene Methode gelungen ist, ähnliche intrazelluläre Netzwerke, wie an den Nervenzellen, auch an den Deciduazellen, an den Epithelzellen der Darmkrypten und den Duodenaldrüsen, an den Drüsenzellen von Pancreas u. s. f. wiederzufinden. Ich habe desgleichen an den Leberzellen von Igel intrazelluläre „Saftkanälchen" aufweisen können, die ich mit den „Saftkanälchen" der Nervenzellen vergleiche.

Besonders hinsichtlich der Drüsenzellen von Pancreas habe ich schon vorher — in demselben Aufsatze — hervorgehoben, dass ich bei Pancreas von Salamandra maculosa habe deutlich sehen können, dass die fraglichen intrazellulären Netzwerke aus den Korbzellen oder Basalzellen herstammen. — Aehnliche Netze habe ich auch bei Pancreaszellen höherer Wirbeltiere, wie z. B. bei der Katze, wiedergefunden, habe jedoch bisher ihre eventuell extrazellulären Verbindungen nicht klarlegen können. Dass indessen die intrazellulären Netze vom Katzenpancreas ähnlicher Natur sind als dieselben von Salamandrapancreas, halte ich für sehr sicher, muss jedoch auf den thatsächlichen Beleg dieser Auffassung bis auf weiteres verzichten.

Was hinsichtlich der Lokalisation der intrazellulären Netze der Drüsenzellen mir sehr bemerkenswert erscheint, ist, dass dieselben ausschliesslich innerhalb der Teile der Drüsenzellkörper zu finden sind, wo die eigentlichen sekretorischen Prozesse stattfinden, nämlich zwischen Kern und Drüsenlumen. In ähnlicher Weise deshalb, als wir bei den Nervenzellen eine zusammenfallende Lokalisation der „Trophospongien“ und der Tigroidsubstanz finden, so treten auch bei den Drüsenzellen die intrazellulären Netzwerke und die sekretorischen Stoffe nebeneinander auf. Ich kann diesbezüglich hinzufügen, dass bei den Leberzellen vom Igel die ergastischen Bestandteile in überwiegender Weise neben den dort befindlichen intrazellulären „Saftkanälchen“ auftreten, wie man es durch Färbung mit Toluidin-Erythrosin so schön sehen kann.

Ich will in diesem Zusammenhang nicht meine weiteren Befunde von Leber, Darm, Deciduazellen u. s. f. berühren (sie werden in dem zweiten Teile meiner Arbeit: „Beiträge zur Morphologie der Zelle“, Anat. Hefte, baldigst behandelt); ich möchte nur einige neue Beobachtungen an den Pancreaszellen von Salamandra maculosa kurz erwähnen.

Wie oben gesagt, ist es an den Pancreaszellen des letztgenannten Tieres sehr leicht, sich durch meine Methode davon zu überzeugen, dass die „Trophospongien“ als Ausläufer der multipolaren und dicht an den Drüsenzellen gelagerten Korb- oder Basalzellen aufzufassen sind. — Fig. 6 gibt eine mit meiner Methode behandelte Alveole wieder. Zwischen Kern der Drüsenzellen und Drüsenlumen treten dunkel gefärbte Netze auf, die deutlicherweise mit ähnlich gefärbten Strängen zusammenhängen, die von der Epithelbasis her zwischen den Drüsenzellen emporsteigen, um in die genannten intrazellulären Netze überzugehen. An mehr tangential geschnittenen Alveolenteilen kann man mitunter Bilder bekommen, wie es bei k in der Fig. 6 wiedergegeben ist. Man sieht dunkelgefärbte, grosse und multipolar gestaltete Zellen, die wohl als Korbzellen zu bezeichnen sind. Diese Zellen senden einige ihrer Verzweigungen zwischen den Drüsenzellen empor, und man kann wohl der Meinung nicht entgehen, dass diese zwischenzelligen Zweige, die deutlich in die intrazellulären Netze übergehen, mit den dunkelgefärbten Strängen

identisch sind, von denen ich oben gesprochen habe. Ich glaube deshalb, dass die intrazellulären Netze der Pancreaszellen von Salamandra exogen sind und zunächst aus den multipolaren Korbzellen herstammen. Ich glaube desgleichen, dass diese Netze mit den „Trophospongien" der Nervenzellen vergleichbar sind, teils weil sie aus multipolären Zellen herstammen, teils aus dem Grunde, dass sie ähnliche „Saftkanälchen" bilden können, wie die „Trophospongien" der Nervenzellen (dies finde ich auch an den intrazellulären Netzen der Katzenpancreaszellen), teils endlich infolge ihrer Lokalisation innerhalb der Drüsenzelle, indem sie der Innenzone, die wohl mit dem Endoplasma der Nervenzelle vergleichbar ist, zuhören.

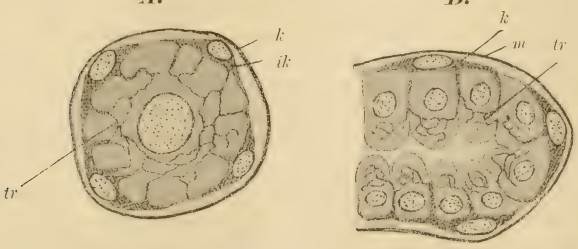
Bekanntlich ist man im Allgemeinen der Auffassung, dass die sogen. centroacinären Zellen Schaltstückzellen sind, die sich nicht direkt dem Epithel der Alveolen anschliessen, sondern sich in diese letzteren selbst hineinschieben, wobei sie auf die innere Oberfläche der Alveolenzellen zu liegen kommen. Renaut und einige andere Autoren dagegen sind der Meinung, dass die centroacinären Zellen und Korb- oder Basalzellen Teile einer und derselben Formation bilden, die die Alveolen zugleich umhüllt und durchdringt und dadurch ein grosses, umhüllendes und einschliessendes System darstellt. In Betreff meiner eigenen Beobachtungen vermittelst meiner Methode an den Pancreasalveolen von Salamandra, muss ich mich Renauts Anschauungen anschliessen. Ich muss zu der Meinung geführt werden, dass die Korbzellen und die centroacinären Zellen derselben Natur sind. Diese Auffassung muss nicht notwendigerweise die ursprüngliche epitheliale Herkunft der centroacinären Zellen ausschliessen, die von Laguesse und Pischinger infolge embryologischer Studien hervorgehoben worden ist. Wir kennen ja nämlich schon vorher allzu zahlreiche Beispiele von differenzierten Zellen oder Zellenkomplexen, die während der Histeogenese ihre ursprünglich epitheliale Natur verlassen haben, um an solchen Metamorphosen zweifeln zu können. Vielmehr scheint mir solche morphologische und physiologische Umwandlungen und Spezialisierungen eine sehr allgemeine Erscheinung zu sein. — Inwieweit man auch mit Bezug auf die höheren und die höchsten Wirbeltiere eine ähnliche Natur den centroacinären Zellen zuzuschreiben habe, kann ich auf Grund meiner eigenen

bisherigen Beobachtungen nicht sagen. Es scheint mir jedoch wahrscheinlich zu sein, dass die centroacinären Zellen überall, und so auch bei den höher organisierten Wirbeltieren, derselben Natur seien; und Renaut ist ja eben infolge seiner Studien an höheren Tieren zu der genannten Auffassung gelangt.

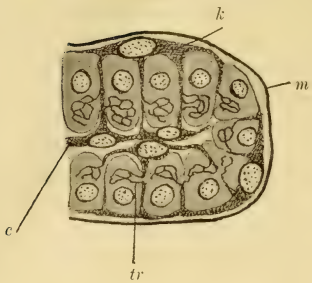
In der Figur 7, die eine Pancreasalveole von Salamandra wiedergibt, findet man bei c eine centroacinäre Zelle, die durch einen breiten, dunkel gefärbten Ausläufer mit den basalen mesenchymatischen Teilen in direktem Zusammenhange steht. In der Figur 8 verbindet sich eine centroacinäre Zelle (c) durch einen ähnlichen zwischenzelligen Ausläufer direkt mit einer Korbzelle (k). Desgleichen können wir sehen, dass das „Trophospongium“ einer naheliegenden Drüsenzelle mit dem genannten Ausläufer im Zusammenhange steht. Die fragliche Korbzelle (k) liegt dicht an der Pancreaskapsel (t). Eine fehlerhafte Deutung scheint mir deswegen völlig ausgeschlossen. — Figur 9 endlich zeigt in der That ganz dasselbe, nur findet man deutlich, dass die „Trophospongien“ sowohl Ausläufer der centroacinären Zellen als der Korbzellen darstellen können.

Derartige Bilder scheinen mir jeden Zweifel teils über die wahre Natur der centroacinären Zellen, teils über die Herkunft der „Trophospongien“ der Pancreaszellen von Salamandra ausschliessen zu können. Die centroacinären Zellen und die Korbzellen sind bei diesem Tiere ähnlicher Natur. Die „Trophospongien“ der Pancreaszellen sind nicht endogen, sondern exogen und stellen die terminalen Verbindungen der Ausläufer sowohl der Korbzellen als der centroacinären Zellen dar.

Endlich sei es mir gestattet, drei schematische Figuren vorzulegen, die die oben behandelten strukturellen Verhältnisse



C.



veranschaulichen wollen. Die Textfigur A stellt eine spinale Nervenzelle dar: k ist die Kapsel, ik die intrakapsulären Zellen, tr das „Trophospongium". Die Textfigur B soll eine Alveole einer Speicheldrüse oder einen Teil einer Darmkrypte vorstellen: m ist die Membrana propria, K Korbzelle, tr „Trophospongium". Die Textfigur C endlich ist aus Pancreas; m Membrana propria, K Korbzelle, c centroacinäre Zelle, tr „Trophospongium".

Obwohl Golgi mehrmals als seine Auffassung hervorgehoben hat, dass meine „Saftkanälchen", an deren Existenz er übrigens etwas zu zweifeln scheint, mit seinem „Apparato reticolare" nicht identisch sein können, möchte ich doch auch in diesem Zusammenhang — wie immer in meinem früheren Arbeiten — die Meinung aussprechen, dass die „Kanälchen"-bildungen meiner „Trophospongien" sich durch die Chromsilbermethode färben lassen und dabei als Golgis „Apparato reticolare" hervortreten. Es scheint, als ob diese, meine alte Auffassung immer mehr Boden gewinnen sollte: so haben ja u. A. Retzius, Smirnow mehr oder weniger definitiv sich dieser meiner Deutung angeschlossen. — Dass indessen Golgi in Betreff der Deutung seiner Chromsilberbilder sich sehr vorsichtig gehalten hat, ist ja in der That ganz natürlich, denn ich glaube, dass man niemals allein durch die von Golgi verwandte Methode die wahre Natur dieser endozellulären Strukturen eruieren kann. Die Tinktionsverhältnisse der Chromsilbermethode sind ja der Art, dass man nur solche geschwärzte Silhouette beurteilen kann, die mit schon früher bekannten Strukturen

in direkter Verbindung stehen oder mit solchen zusammenfallen, — wie fruchtbar die an und für sich so ausgezeichnete Chromsilbermethode übrigens auch sein mag. — Nun ist indessen Golgi selbst gewiss der gegenwärtige Forscher, der über den schwarzen „Apparato reticolare“ die grösste Erfahrung hat, und da er sich ablehnend gegen meine Entdeckungen geäussert hat, scheint es mir wenig lohnend, über die Identität der Golgi'schen „Strukturen“ und meiner Trophospongienkanälchen zu diskutieren. Diese Identität bin ich nichts desto weniger besonders auf Grund dessen veranlasst noch einmal hervorzuheben, dass es Negri seit einigen Jahren gelungen ist, an einigen Drüsen (z. B. Pancreas, Thyroidea) Chromsilbernetze darzustellen, die in Betreff ihrer intrazellulären Lage den „Trophospongien“ der Drüsenzellen völlig gleich sind. Ich glaube auch, dass diese Negri'schen Netze den „Saftkanälchen“ der fraglichen „Trophospongien“ entsprechen, dass sie desgleichen mit Golgis „Apparato reticolare“ der Nervenzelle vergleichbar sind.

Literatur.

Golgi: De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. — Arch. ital. de Biol. 31, 1899.

— Di nuovo sulla struttura delle cellule nervose dei gangli spinali. — Comm. fatta alla Soc. med.-chir. di Pavia. Pavia 1899.

— Sur la structure des cellules nerveuses de la moëlle épinière. — Soc. de Biol. Vol. jubil. Paris 1899.

— Intorno alla struttura delle cellule nervose delle corteccia cerebrale. — Anat. Anz. 18. Erg. Heft 1900.

— Sulle struttura delle cellule nervose del midollo spinale. — Boll. della Soc. med.-chir. di Pavia 1900.

— Diskussion. Comptes rendus de l'association des Anatomistes. 3 Session. Lyon 1901.

Heidenhain: Ueber eine Paraffineinbettung mit Schwefelkohlenstoff als Durchgangsmedium. — Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. 18. 1901, p. 166.

Holmgren: Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. — Anat. Hefte. 18. 2. 1901.

— Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. — Anat. Heft. 15. 1900.

— Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. — Anat. Anz. 20. 18. 1902.

Lugaro: Sulla patologia delle cellule dei gangli sensitivi. — Riv. d. patol. nerv. e ment. V. 1900.

Laguesse: Structure et developpement du pancreas d'après les travaux récents. — Journ. anat. et phys. Année 30. 5. 1894.

Negri: Di una fina particolarita di struttura delle cellule di alcune ghiandole dei mammiferi. — Soc. med.-chir. di Pavia. 15 Dicembre 1899.

Pischinger: Beiträge zur Kenntnis des Pankreas. Diss. München 1895.

Pugnat: La biologie de la cellule nerveuse. — Bibliographie Anat. 1901.

Ramon y Cajal: El Sistema nervioso del hombre y de los vertebrados 1898.

Retzius: Weiteres zur Frage von den freien Nervenendigungen und anderen Strukturverhältnissen in den Spinalganglien. — Biol. Untersuchungen N. F. IX. 1900.

Renaut: Traité d'histologie pratique. T. 2. 1897.

Smirnow: Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglien-Zellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. — Arch. f. mikr. Anat. 59. 3. 1901.

Studnicka: Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. — Sitzungsber. der kön.-böhm. Ges. der Wiss. in Prag 1900 u. a. Stellen.

Aus dem II. anatomischen Institut (Prof. Thanhoffer) zu Budapest.

Zur Kritik der Kernstrukturen.*)

Von

Dr. **Koloman Tellyesniczky,**

Docent und Adjunct an dem II. anat. Institut in Budapest.

Es gab eine Zeit, da man sich sogar Organe im Innern der Zelle dachte, z. B. im Nucleolus das Herz, von der Idee ausgehend, dass auch die Zelle eine mit der Einrichtung der höheren Organismen unmittelbar vergleichbare, wahrnehmbare und nachweisbare Organisation besitzen müsse.

Im Wesentlichen derselbe Gedankengang, wonach es irgend eine nachweisbare Einrichtung der Zelle geben müsse, birgt sich im Hintergrunde der heutigen, sogenannten Strukturforschungen. Der Begriff der Organisation setzt unbedingt eine gewisse bestimmte, konstante Einrichtung voraus, in deren Rahmen sich die chemischen und physikalischen Lebensprozesse vollziehen; es berechtigt uns aber bisher nichts dazu, diese konstante Anlage der lebenden Substanz unbedingt in sichtbarer Form demonstrierbar zu halten. Es hat noch niemand bewiesen, dass der Begriff der Organisation notgedrungen eine für unser mikroskopisches Auge zugängliche Formation bedinge. Nach allem scheint eben das Gegenteil gerechtfertigt zu sein. Nun muss daher jeder, der die Organisation der lebenden Substanz in sichtbarer Form darzustellen sucht, zunächst sich die Frage vorlegen, ob denn die Organisation überhaupt das Objekt einer direkten Untersuchung bilden könne.

Unser Vertrauen zu den Strukturtheorien nimmt sehr ab, wenn wir bedenken, dass keine einzige der bisherigen, übrigens auch einander sehr widersprechenden Ansichten irgendwelche biologische Bedeutung erlangt hat. Von der Erkenntnis der fundamentalen Struktur der lebenden Substanz wäre doch mit Recht eine Vertiefung unseres Wissens zu erwarten. Die gegenwärtigen Strukturtheorien hingegen vermochten noch keinen einzigen Faktor der Zellbiologie auch nur annähernd

*) Einleitende Mitteilung zu den nächstfolgenden Untersuchungen über den Ruhekern.

zu erklären, und haben auf die Erforschung der Lebenserscheinungen nicht einmal in irgend einer Richtung befruchtend gewirkt. Von dieser Richtung der Zelluntersuchungen bemerkte Born, dass sie sich auf totem Gefilde bewege.

Die Ansichten über Struktur scheinen auch der Auffassung zu widersprechen, dass die chemischen und physikalischen Erscheinungen an eine unsichtbare Struktur gebunden sind, indem man im Gegensatze hierzu die als chemische und physikalische Erscheinungen betrachteten Lebenserscheinungen überall auf sichtbare Strukturen zurückzuführen trachtet. Es scheint, als ob wir gezwungen wären, gegen die heutige strukturelle Strömung mehr für die Rechte der Materie einzutreten.

Die Bedeutung der Materie tritt eben beim Kerne sehr in den Vordergrund; die Substanz des Kernes besitzt nämlich nach unserer biologischen Auffassung eine wichtige Rolle, während die ihr zugeschriebenen Strukturen bis jetzt gar keine Bedeutung erlangt haben. Die Substanz des Kernes ist aber bei dieser Richtung der Histologie, die auf jede Weise nach handgreiflich darstellbaren Strukturen sucht, so vielen, nicht unanfechtbaren Behandlungen unterzogen worden, dass die bisherigen Ergebnisse dringend die Kritik herausfordern.

Man sagt, dass die Ansichten über die Kernstrukturen eher übereinstimmen, als über die Plasmastrukturen. Das sogenannte chromatische Kerngerüst, Kernnetz, wird besonders im Kreise der Zoologen ziemlich allgemein angenommen. Diese relativ grössere Uebereinstimmung gegenüber den mannigfacheren Plasmastrukturen ist nicht dahin zu deuten, als ob bei der Kernstruktur die Ansichten auf festeren Grundlagen beruhten, sondern ist nur dem zuzuschreiben, dass im Kerne eine gut nachweisbare, charakteristische Substanz vorhanden ist, während wir im Plasma eine so auffallend darstellbare, charakteristische Substanz derzeit nicht kennen.

Im ruhenden Kerne wird bekanntlich heutzutage ein Gerüst unterschieden, welches eine gewisse Netzform mit Substanzanhäufungen in den Knotenpunkten des Netzes darstellt. Innerhalb der Maschen dieses Netzes liegt die Grundsubstanz, oder das Heidenhain'sche sogenannte Lanthanin. Die Nucleolen werden als ausserhalb dieser Strukturen stehende Gebilde betrachtet. Das Heidenhain'sche Lanthanin deckt sich mit dem

Schwartz'schen Paralinin, und dem Pfitzner'schen Parachromatin, welche ihrerseits wieder in den Kreis der älteren Benennungen — Grundsubstanz, Zwischensubstanz, manchmal auch Kernsaft — fallen. Ausserdem wird auf Grund der Schwartz'schen Untersuchungen angenommen, dass an der Bildung des Kernnetzes ausser dem Chromatin, noch eine andere besondere Grundsubstanz, das Linin, teilnimmt. Diesen reihen sich schliesslich noch die Oedemantinkugeln Reinkes an, die ebenfalls in der Grundsubstanz gleichmässig verteilt sind.

In der Kritik dieser Strukturen werde ich zunächst den Angelpunkt unseres Gegenstandes, die lebenden Kernbilder vornehmen, nicht nur deshalb, weil die Kenntnis derselben in erster Reihe für die Beurteilung der lebenden Kerne massgebend, sondern auch, weil sie die erste Bedingung zur Beurteilung der Wirkung der Reagentien ist. Dann sollen die chemischen und physikalischen Faktoren an die Reihe kommen

Flemming beginnt in seiner umfassenden Arbeit (Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig 1882) die Abhandlung des Kernes mit den Sichtbarkeitsverhältnissen desselben: „Aus der Unsichtbarkeit eines Kernes in der lebenden Zelle darf man natürlich nicht schon schliessen, dass er in diesem Zustande nicht vorhanden sei." (S. 87)

Anderwärts (Seite 128, Anmerkung) sagt er: „Wenn man jeden Zellkern, in dem man gerade keine Gerüste sehen kann, als Beweis gegen deren Existenz nehmen wollte, so würde man leichtes Spiel, aber auch unsichere Schlüsse haben."

Diese Zeilen Flemmings interessieren uns insofern, als die leichte Beweisbarkeit des ersten Satzes in jener Zeit, da das Vorhandensein des Kernes selbst in manchen Fällen noch ein Streitobjekt bildete, auch dem zweiten Satze den Schein der Wahrscheinlichkeit verleihen konnte. So leicht aber auch der erste Satz zu beweisen war, umsomehr lässt sich auch heute noch über den zweiten Satz bezüglich der Strukturen streiten, da es sich mit demselben Rechte behaupten lässt, dass, wenn man bloss diejenigen Kerne, welche auch im Leben gewisse formierte Bestandteile zeigen, zu Grunde legen, und mit Ausserachtlassung der homogenen Kerne, diese Erscheinung verallgemeinern wollte, dies eigentlich ein eigenmächtiger Vorgang wäre, da, wie wir in folgendem beweisen werden, die Existenz der für unser mikroskopisches Auge völlig homogenen Kerne auch in lebensfrischen gesunden Zellen keineswegs geleugnet werden kann.

Henle[1]), einer der ältesten Gegner der Kernstrukturen, wie nach ihm noch viele Andere, fühlten in vollem Masse, dass die chemischen Be-

[1]) J. Henle. Zur Entwicklungsgeschichte der Krystallinse und zur Teilung des Zellkerns. Arch. f. mikrosk. Anat. 20. Bd. 1882. S. 413.

handlungen, so in erster Reihe die Essigsäure, nicht verlässliche Ergebnisse bieten. Selbst Henle führt die Wirkung der Essigsäure auf „Faltenbildungen“ und Füllungen zurück, und kann dieselben mit den in gewissen Fällen im Leben sichtbaren Strukturen nicht identifizieren. Aus zwei Gründen müssen aber seine Angriffe Schiffbruch erleiden. Erstens, weil er der Wirkung der Essigsäure mehr zuschreibt, als der Wirklichkeit entspricht. So betrachtete er auch die Vielkernigkeit der Leucocyten als Kunstprodukt, wodurch er Flemmings Gegenangriffen ein leichtes Feld bot. Zweitens aber wird von ihm das Zustandekommen der sogenannten Kunstprodukte nicht näher motiviert. Henles Angriffe in dieser Form sind deshalb bemerkenswert, weil in ähnlicher Weise auch nach ihm bis heut zu Tage Viele die Behauptungen äusserten, dass die Behandlung mit Reagentien im Kerne Kunstprodukte zur Folge habe, welche aber eben deshalb, weil es in den meisten Fällen sich bloss um allgemeine Behauptungen handelte, nicht genügend überzeugend wirken konnten.

Obgleich bezüglich der nach den gegenwärtigen Anschauungen supponierten Strukturen des Kernes kein einziger Forscher die Hoffnung erweckte, als ob vom grössten Teile derselben auch im Leben etwas zu sehen wäre, giebt dennoch die Annahme dieser Strukturen schon zu denken, wenn man erwägt, auf welch engen Raum der Kreis der im Leben sichtbaren Strukturen im Gegensatze zu den mit theoretischen Strukturen überladenen Kernen sich beschränkt; denn es wird beim lebenden Kerne nicht gefragt, ob das sogenannte chromatische Kerngerüst, das Linin, Paralinin, Oedomantin, Lanthanin sichtbar sei, sondern die Frage schrumpft einfach dahin zusammen, was denn überhaupt im lebenden Kerne zu sehen sei.

Flemming schreibt über das Lichtbrechungsvermögen seines Kerngerüstes im lebenden Zustande folgender Weise: „Es ist immerhin gering, die Stränge sind deshalb blass und es erscheinen im Leben nur die stärkeren darunter deutlich und auch diese etwas verschwommen, mit matten Lichtreflexen um sie her. Wegen dieser Blässe ist an den meisten Kernarten im lebenden Zustande nur ein Teil, der gröbere Teil des Netzwerkes kenntlich.“ (Zellsubstanz, S. 102.)

Wer diese Zeilen liest, kann dies nicht anders verstehen, als dass in Wirklichkeit in jedem Kerne wenigstens etwas zu sehen sei, nämlich die gröberen Teile, da darin nicht hervorgehoben wird, dass in gewissen Kernen von dem angeblichen Netzwerke gar nichts zu sehen ist. Dass aber Flemming in seiner oben angeführten allgemeinen Konklusion dies nicht her-

vorhebt, darf nicht so genommen werden, als ob Flemming die homogenen Kerne, in welchen ausser den Nucleolen gar nichts zu sehen ist, nicht kenne, doch beweist es immerhin, dass er diesen keine Bedeutung beimisst. Die in diesen Zeilen ausgedrückte Stellungsnahme Flemmings bildete im Allgemeinen die Richtschnur für die Anhänger der strukturellen Ansichten, die auf Grund der Untersuchungen Flemmings das Vorhandensein der Strukturen im ruhenden Kerne als vollkommen bewiesen betrachten. Zur Charakterisierung der herrschenden allgemeinen Auffassung möge z. B. die Besprechungsweise des lebenden Kernes in Henneguy's umfassender Arbeit (Leçons sur la Cellule, Paris, 1896) dienen, wonach der lebende Kern wenig sichtbar sei und mit wenigen Ausnahmen nur als heller Fleck im Plasma erscheine; gleich nachher werden aber zum Beweise der Strukturen die durch Säuren entstehenden Bilder herangezogen. Sagt er doch, dass man nichts anderes zu thun brauche, als sich der sauren Reagentien bedienen, um sich von dem Vorhandensein der Strukturen zu überzeugen. Wenn nun im Leben wenig oder gar nichts sichtbar ist, zur Bedeutung der Säurereaktion aber, wie wir sehen werden, eine andere Erklärung herangezogen werden muss, so können wir nicht so kurzer Hand zur bestimmten Konklusion gelangen, dass im Sinne der angenommenen Strukturen „la présence d'éléments figurés dans le noyau est un fait indiscutable." (S. 101.)

Aus der Betonung des „indiscutable" fühlen wir, dass damit eigentlich über eine begrabene heikle Frage, über die Homogenität der Kerne hinweggeglitten wird. — Die zusammenfassenden Werke und Lehrbücher nehmen fast ausnahmslos einen ähnlichen Standpunkt ein. — Alle erwähnen sie die Homogenität der lebenden Kerne, zum Beweis der Strukturen aber dienen bald die Essigsäurewirkung, bald die denselben Wert besitzenden problematischen Argumente des „fixierens".

Neben dieser herrschenden Auffassung sollen nun auch solche Stimmen angeführt werden, welche von Zeit zu Zeit gegen diese Kernstrukturen verlautet wurden. Noch früheren Datums, als die erwähnten Angriffe Henles, ist Schleichers, — des Untersuchers der Zellteilung in lebendem Zustande — Meinung, nach welcher im frischen, lebenden Kerne Netzwerke oder Fasern nie zu sehen sind. Seine Ansicht, bezüglich der Knorpel-

zellkerne gewinnt eine besondere Bedeutung dadurch, dass Flemming zur Beweisführung über lebende Strukturen in erster Reihe die Knorpelzellen heranzieht.

Auerbach[1]) weist auch energisch auf den grossen Widerspruch hin, in dem der Charakter des lebenden ruhenden Kernes mit den heutigen strukturellen Ansichten steht; in seiner Arbeit „Zur Kenntnis der tierischen Zellen" betont er dass, „Die von den Autoren so vielfach beschriebenen und auch wirklich hier und da anzutreffenden intranucleären Fadennetze gehören nicht zur Fundamentalstruktur der „ruhenden" Zellkerne." (S. 738.)

Dass aber diese und ähnliche Ansichten aus denselben Gründen das gleiche Loos erfahren hatten, wie vorher Henle's, darf um so weniger Wunder nehmen, da Flemming bis heute zur Verteidigung seiner Auffassung gegen jeden Angriff getreu auf den Plan getreten ist. Die citierte Arbeit Auerbachs hat auch insofern Dienste geleistet, als dadurch Flemming neuerlich eben über diejenige Frage zu einer Aeusserung bewogen wurde, die den Angelpunkt unseres Themas bildet, nämlich „über die Unsichtbarkeit der lebendigen Kernstrukturen."[2]) — In dieser Arbeit Flemmings erscheinen seine diesbezüglichen Argumente gleichsam zusammengefasst, weshalb wir sie denn auch zum Ausgangspunkt unserer Kritik nehmen werden. Es ist zu bemerken, dass wir in dieser Arbeit keinem neuen Argumente begegnen, die Verteidigung der Strukturen bewegt sich in den alten Bahnen, was auch für die unveränderliche Auffassung Flemmings zeugt. (Wo bei den Citaten in Nächstfolgendem bloss die Seitenzahlen angegeben sind, beziehen sie sich auf diese Arbeit.)

Das erste Argument, worauf sich Flemming beruft, bilden die Spermatocyten Kerne der Urodelen, die auch ohne künstliche Eingriffe gut sichtbare, formierte Bestandteile zeigen. Flemming betont zur Verteidigung der Reagenzwirkungen, dass auch in frischen Kernen die Strukturen nicht sofort sichtbar sind, sondern erst nach gewissem „Abwarten" oder, wie er

[1]) Leopold Auerbach. Zur Kenntnis der tierischen Zellen. Sitzungsb. d. kön. preuss. Akademie d. Wiss. 1890.

[2]) Walther Flemming. Ueber Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen. Anat. Anz. 7. Bd. 1892.

sagt: „Beim Zusatz irgend eines geeigneten Reagens, z. B. auf Essigsäure treten sie dagegen augenblicklich im Kerne hervor.“ — (S. 759.)

In den Kernen der Urodelenspermatocyten — den betreffenden Teil der Hode mit leichtem Drucke mit dem Deckglas bedeckt und in der eigenen Flüssigkeit sofort untersucht — sind in klarem, homogenem Grunde scharf ausgeprägte, formierte Teile zu sehen, die aber nicht etwa als Bestandteile einer komplizierten Struktur, sondern meistens als an der Oberfläche des Kernes liegende glatt kontourirte Körperchen, oder kürzere, längere Stränge erscheinen.

Indem wir in diesen Kernen einerseits das Vorhandensein gewisser formierter Bestandteile wahrhaft konstatieren, darf unserer Aufmerksamkeit andererseits nicht entgehen, dass die noch grösseren Kerne der Spermatogonien vollkommen homogen sind und in ihrem Innern ausser ein oder zwei Nucleolen gar keinen differenzierten Teil zeigen. Ob nun unser Verfahren dem Flemming'schen „Abwarten“ entspricht oder nicht, ändert nichts an der Sache, da es in Wirklichkeit bei den Spermatogonien vergebens abgewartet wird, indem in ihnen Strukturen ohne Reagentien niemals zu Stande kommen, während in den Kernen der Spermatocyten ohne Reagentien formierte Bestandteile zu sehen sind.

Der Umstand, dass die Spermatocyten die erste Waffe in der Argumentation Flemmings abgeben, klärt uns bei der Beurteilung der Frage auch in anderer Richtung auf. Ein Teil der Kerne, auf welche sich Flemming beruft, gehört nämlich nicht zu den eigentlichen ruhenden Kernen, wie Flemming selbst von gewissen Arten der Spermatocytenkerne behauptet, dass sie gewissermassen in der Mitte zwischen ruhenden und sich zum Teilen anschickenden Kernen stehen. Dieser Umstand ist für unsere Frage bei Weitem nicht gleichgültig; es wird nämlich dadurch der Verdacht erweckt, ob nicht die im Leben beobachteten formierten Bestandteile wenigstens zum Teil der Mitosis angehören. In diesem Verdachte werden wir durch die weitere Argumentation Flemmings nicht nur wankend gemacht, sondern durch die von Balbiani entdeckten und berühmt gewordenen Chironomus-Kerne, den zweiten Beweis Flemmings, noch weiter bestärkt. Denn der in diesen Kernen sichtbare, gleichmässig dicke, regelmässige, lange Faden ist mit keinen

anderen Bildern von ruhenden, weder lebenden, noch irgendwie fixierten Kernen zu vergleichen. — Die Bilder dieser Kerne lassen nur die eine Deutung zu, dass sie sich in einem Stadium der Teilung befinden. Auch Flemming sagt von diesen Kernen: „Sehr ähnlich denjenigen, welche die chromatische Kernsubstanz in den Anfang- und Endstadien der Zellteilung annimmt.“ Wenn aber diese Kerne eine solche Auffassung zulassen, können sie nicht zur Beurteilung der ruhenden Kerne herangezogen werden. Zur Erklärung dieses ausnahmsweisen Zustandes der Kerne könnte der Umstand beitragen, dass dieselben aus sich entwickelnden Tieren, aus Larven stammen und können wahrscheinlich ebenso beurteilt werden, wie die ebenfalls längere Zeit im Teilungsstadium sich befindenden Spermatocytenkerne.

Den dritten Beweis Flemmings und zwar nach ihm den wichtigsten, bilden die Ascidieneier, über die er selbst sagt: „mit denen ich mich lange näher beschäftigt habe, sind für den hier besprochenen Gegenstand von einem besonderen Interesse.“ (S. 762.) Diese sollen in seinem Hauptwerke eines der gewichtigsten Zeugnisse für die Existenz der lebendigen Strukturen abgeben, eigentlich aber bedient er sich derselben zur Demonstrierung der Essigsäurewirkung. — Zur Untersuchung nimmt er aus ihrem Plasma hinausgedrückte, frei in der Ovarialflüssigkeit schwimmende Kerne; durch die Wirkung der Essigsäure treten, wie Flemming sagt: „mit einem Schlage reichliche Stranggerüste im Kerne auf.“ (Zellsubstanz. S. 103.) Dafür aber, dass das durch die Essigsäure entstandene Bild in diesem Falle den lebendigen Strukturen entspreche, sehen wir gar keinen Beweis, auch dann nicht, wenn in diesen Eiern auch ohne Reagentien jene spärlichen Strukturspuren wirklich sichtbar wären, die Flemming in seinem Hauptwerke (1882) beschrieben hat und seitdem in den Lehrbüchern als klassischer Beweis für die Existenz der lebendigen Strukturen gelten.

Die Kerne der Eier bieten nämlich das eklatanteste Beispiel für diejenigen Kerne, die im lebendigen Zustande ausser den Nucleolen gar keine formierte Bestandteile zeigen. Dass Flemming in seinem Werke von 1882 im Interesse der Demonstration der lebendigen Strukturen ein wenig parteiisch die Thatsachen beurteilt, geht aus seinen eigenen Worten hervor, indem er in seiner neueren Polemik sagt: „In der Leibesflüssig-

keit ganz leicht zerzupften und eingedeckten Stückchen des Eierstocks erscheinen die Kerne . . . . als ganz leere, wasserklare Kugeln, in denen man nur die grossen, runden, stark lichtbrechenden einfachen Nucleolen sieht." (S. 762.) Wahrscheinlich können die spärlichen Strukturspuren dieser Kerne im Hauptwerke Flemmings darauf zurückgeführt werden, dass in diesem Falle von aus ihrem Protoplasma hinausgedrückten und daher nicht mehr in physiologischer Umgebung sich befindenden Kernen die Rede ist, bei welchen also auf diese Weise Kunstprodukte nicht ausgeschlossen werden können. Nachdem aber jetzt neuerdings Flemming selbst auf die Homogenität der im Interesse der Strukturen so oft reproduzierten Kerne der Ascidieneier entschieden hinweist, andererseits aber zum Beweis der Strukturen auf fixierte Präparate und hauptsächlich auf die Essigsäurewirkung sich beruft, liegt nicht der geringste Grund vor, hier an lebendige Strukturen zu denken, da die Ergebnisse der Fixation und der Essigsäurewirkung in erster Reihe als chemische Reaktionen, respektive als Kunstprodukte zu beurteilen sind, worauf ich unten näher eingehen werde.

Das vierte, näher ausgeführte Argument Flemmings zum Beweis der lebendigen Strukturen bezieht sich auf die „Riesenkerne" der Hautdrüsen bei Urodelen. Für seine Argumentation bei diesen Kernen gilt einerseits analoger Weise dasselbe, was wir bei den Eierkernen sagten, weil hier ebenfalls von, an mehr oder weniger nackten Kernen sichtbaren Strukturen die Rede ist, welche Strukturen Flemming als postmortale Erscheinung, aber nicht als Kunstprodukt betrachtet; aus einer solchen Nebeneinanderstellung dieser letzteren zwei Begriffe geht die Schwäche der Argumentation hervor.

Seine weitere Beweisführung, welche dahin geht, dass die in gewissem Falle in diesen Kernen beobachteten formierten Bestandteile deshalb keine Kunstprodukte sein können, weil sie Polfeldanordnung zeigen, ist eigentlich wieder nicht auf ruhende Kerne zu beziehen, da eine solche Anordnung nach unserem heutigen Wissen mit der Mitosis in Zusammenhang gebracht werden muss. — Auerbach schreibt übrigens in seinem erwähnten Werke (S. 740) über dieselben Kerne folgendes: „Ihre berühmten intranucleären Netze, welche bis jetzt eine Hauptsäule der Lehre von den Kernnetzen bilden, kommen in nätür-

lichem Zustande nur vereinzelt und auch dann fragmentarisch vor . . . . während sie auf dem Wege der Präparation in grosser Menge teils unabsichtlich erzeugt werden, teils planmässig in schönster Form hervorzurufen sind."

Wenn wir bedenken, dass der Meister der Zelluntersuchung unter den unendlich zahlreichen Zellarten des Tierreiches im Ganzen bloss mit solchen vier, nicht eben einwandsfreien Beispielen die Berechtigung der Strukturen näher motiviert, so fühlen wir in vollem Maasse die Schwäche der Argumentation. Auch unter diesen vier Fällen fällt der Beruf auf die Ascidieneier ganz in das Bereich der chemischen Behandlung; ein Teil der Spermatocytenkerne und der Hautdrüsenkerne sind, sowie die Kerne der Chironomuslarven mit Teilungserscheinungen in Verbindung zu bringen.

Nach all diesen dürfen wir aber nicht denken, dass ein grosser und vielleicht der grössere Teil der ruhenden Kerne im Pflanzen- und Tierreich auch ausser der Nucleolen keine gewisse formierte Bestandteile zeige. Zu diesen, formierte Bestandteile zeigenden Kerne gehören auch diejenige, auf welche Flemming nach Würdigung der vorigen vier Kernarten hinweist, hauptsächlich Bindegewebs-, Muskel- und Nervenkerne. Um aber zu zeigen, wie sehr wir uns auch trotz der letzteren vor der Verallgemeinerung einzelner, bisher im Leben beobachteten Erscheinungen hüten müssen, verweise ich bloss auf den Knorpelzellkern, welcher eine der wichtigsten Rollen in der Argumentation Flemmings spielt und als das vollkommenste Beispiel der im Leben sichtbaren Struktur hingestellt wird: „An Knorpelzellen zum Beispiel sieht man dasselbe, aber auch im Leben ziemlich in der gleichen Ausdehnung und Form, wie es die Reagentien zeigen." (Zellsubstanz, S. 102.)

Die Ansicht Schleichers,[1]) des Beschreibers der lebendigen Knorpelzellteilungen, mahnt indessen zur Vorsicht, indem er sagt: „Was den Bau des Knorpelkerns angeht, so glauben wir auch hier nicht an die Existenz eines Fadennetzes." (S. 260) Die hie und da gesehenen Strukturspuren hält auch er nicht für eine beständige Erscheinung und hält mit R. Hertwig entschieden an die Existenz homogener Kerne fest und zwar ein-

[1]) W. Schleicher. Die Knorpelzellteilung. Arch. f. mik. Anatomie. 16. Bd. 1879. S. 248.

fach aus dem Grunde, wie er sagt: „Denn so zeigten sich unsere Knorpelzellkerne in ganz jungen Froschlarven.“

Diese schroffen Gegensätze überzeugen uns schliesslich davon, dass im Bereiche der lebendigen Kernuntersuchungen eine unüberbrückbare Kluft zwischen den Thatsachen und Meinungen, Untersuchungen und Ergebnissen gähnt. Es scheint ganz unmöglich, dass unter solchen Verhältnissen nicht irgend ein grosser Fehler in den Untersuchungsmethoden, oder irgend ein Fehlschluss in der Beurteilung der Thatsachen walten sollte. Da es aber unmöglich ist, einzig und allein auf Grund lebendiger Untersuchungen das Vorhandensein etwaiger supponierter Strukturen auszuschliessen, indem immer der Einwand ungünstiger Lichtbrechungsverhältnisse erhoben werden kann, gehen wir zu den chemischen Untersuchungen über, welche eigentlich die Grundlagen der Strukturlehren bilden[1]).

Das bichromsaure Kali, respektive die Müller'sche Flüssigkeit (die Wirkung ist bei beiden dasselbe) kam nach ausgedehnter Anwendung schliesslich dahin, dass sie von der histologischen Technik als ungeeignet zu Zelluntersuchungen fallen gelassen wurde und zwar deshalb, weil sie die „beliebten“ Kernbilder nicht zu Stande bringt.

Die mit ihr behandelten Kerne bieten zweierlei Bilder: entweder erscheinen sie homogen, eventuell mit Vacuolen; oder man sieht im Innern auf homogenem Grunde ein ganz eigentümliches, glattfaseriges Netzwerk, welches aber von den durch „gute Fixierer“ erzeugten scholligen, netzartigen Strukturen völlig absticht. — Dieses eigenartige Kaliumbichromikumnetz kommt daher nicht in jedem Kerne zu Stande, so z. B. nicht in den ruhenden Kernen der Spermatogonien und Eiern, welche also das erstgenannte Bild zeigen. Von dem Kerne des Eies meint Flemming in seinem Hauptwerke, dass das Kalibichromat, „dessen innere Struktur nicht in so eingreifender Weise verändert wie andere Kernarten“ (Zellsubstanz, S. 34) und das in den anderen meisten Kernen entstehende Netz hält er für ein Kunstprodukt, im Gegensatze zu Klein, der eben dieses als lebenstreu betrachtet.

[1]) So berechtigt auch im Allgemeinen der Hinweis bei der mikroskopischen Untersuchung der lebenden Zellen auf ungünstige Lichtbrechungsverhältnisse sein mag, ebenso wenig ist man berechtigt, auf Grund dessen nach Belieben alles mögliche ins Unsichtbare hineinzudenken.

Das Kaliumbichromikumnetz ist zwar entschieden ein Kunstprodukt, aber keinesfalls eine Fällungserscheinung, denn, erstens wirkt das Kaliumbichromikum für sich überhaupt nicht fällend, dann weicht das Bild des glattfaserigen Kaliumbichromikumnetzes entschieden von den mit fällenden Reagentien behandelten Kernen ab, schliesslich lässt sich auch unter dem Mikroskope nachweisen, (z. B. im Spermatocytenkerne des Salamanders), dass die durch Kaliumbichromikum erzeugten Veränderungen auf Rechnung der schon im Leben sichtbaren, formierten Bestandteile zu setzen sind, indem das Kaliumbichromikumnetz als ein eigentümliches Zusammenfliessen sämtlicher schon formierter Bestandteile erscheint. Gegen Fällungserscheinungen spricht ferner auch der Umstand, dass es sich hier nicht um eine momentan entstehende, sondern langsam sich vollziehende Veränderung handelt, weiter auch die Thatsache, dass in Kernen, welche im Leben keine formierte Bestandteile zeigen, die Bildung des Kaliumbichromikumnetzes ausbleibt. So bleiben die Spermatogonien und Eikerne im Allgemeinen auch nach der Einwirkung des Kaliumbichromikum homogen, oder es tritt in ihrem Innern eine gewisse Vacuolisation auf, welch' Letzteres darauf hinweist, dass hier eher ein lösender, denn ein fällender Prozess anzunehmen ist.

Das Wesentliche liegt darin, dass beide Arten der Kaliumbichromikumkerne ein, von den mit fällenden Reagentien behandelten Kernen völlig abweichendes Bild bieten, was im histologischen Usus dazu führte, dass das Kaliumbichromikum von der öffentlichen Meinung, — wie sie von Ravitz ausgedrückt wird — als „kernfeindliches Mittel" deklariert wurde. Wenn man aber dem Kaliumbichromikum etwas Essigsäure zusetzt, so wird dadurch ersteres zu einem energischen Fällungsmittel,[1]) und entstehen auch Hand in Hand mit dieser chemischen Veränderung die den heutigen Kernstrukturen entsprechenden „schönsten" Kernbilder. Von der Kaliumbichromikum-Essigsäure sagt Wasiliewsky[2]): „Die vorteilhafte Wirkung

[1]) Meine Aufmerksamkeit hierauf wurde durch A. Fischers Arbeit gelenkt. Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. 1899.

[2]) Waldemar Wasiliewsky. Ueber Fixierungsflüssigkeiten in der botanischen mikrotechnik. Zeitschr. f. wiss. Mikros. 16. Bd. 1899. S. 331.

desselben gegenüber der blossen Kaliumbichromikum-Lösung ist erstaunlich"; — dieser „erstaunliche" Gegensatz beruht nun auf nichts anderem, als dass das Kaliumbichromikum in Gegenwart von Säure die Eiweisse energisch fällt, hingegen für sich selbst kein Fällungsvermögen besitzt.

Noch mehr werden wir von der Bedeutung der Ausfällungen überzeugt, wenn wir das parallele Verhalten der Osmiumsäure in Erwägung ziehen. Flemming fasst die Wirkung der Osmiumsäure auf die Kerne folgender Weise auf: „Der Zwischensubstanz der Kerne giebt sie eine starre Gerinnung und macht sie derart lichtbrechend, dass die Netze darin gewöhnlich ganz, oder bis auf Spuren verschwinden."

Wie wir aus diesen Zeilen sehen, nimmt Flemming, der sonst die fällungsfähigen Flüssigkeiten, zu denen die sogenannten „guten Fixierer" zu rechnen sind, kaum oder gar nicht der Gerinnung beschuldigt, bei der reinen Osmiumsäure, einer nicht fällungsfähigen Substanz, starre Gerinnung an. — Bei der Osmiumfixation sind die Kerne bekanntlich homogen, welche Homogenität nicht nur mit der Homogenität der lebendigen Kerne auffallend zusammentrifft, sondern auch mit dem Umstande, dass die Osmiumsäure für sich — ohne Säurezusatz — kein Eiweissfäller ist.

Auf die nichtfällende Wirkung der Osmiumsäure weisen schon Kaiserling und Germer hin,[1]) indem sie bemerken, dass die Osmiumsäure, weil sie mit den Eiweissen keine gewebsähnlichen Fällungen giebt, am ehesten geeignet ist, die inneren Strukturen dem frischen Zustande ähnlich zu erhalten. Nach allem kann von der Osmiumsäure nicht angenommen werden, dass sie in den Kernen, welche doch als alkalisch zu betrachten

[1]) C. Kaiserling und R. Germer: „Ueber den Einfluss der bräuchlichen Konservierungs- und Fixierungsmethoden auf Grössenverhältnisse tierischer Zellen." Die Verfasser haben mit Hilfe von Photographien sehr genaue Messungen an Blutkörperchen, und hauptsächlich an Eiern, sowohl im Leben, wie im fixierten Zustande, vorgenommen. Diese ausserordentlich genauen, minutiösen Untersuchungen konnten seinerzeit nicht dem Märtyrertum einer gewissen Bespöttelung entgehen. Ihre Ergebnisse sind: „1. Dass mit Ausnahme der physiologischen Kochsalzlösung keines der angewandten Mittel als indifferent gelten kann; 2. dass die als Fixationsmittel angewendeten Ingredientien gröbere Struktur- und Formveränderungen hervorrufen." (Virchows Archiv. Bd. 133. S. 79.)

sind. Fällungen erzeuge, ja nach Fischer kann sie sogar zur Untersuchung im umgekehrten Sinne dienen, indem, wenn auf Osmiumsäurewirkung in den Kernen keine Fällung entsteht, dies eben die Alkalicität der Kerne beweisen kann.

Auf die Einwirkung der Osmiumsäure ist im Innern der lebendigen Zellen in der That fast ausnahmslos keine Veränderung wahrzunehmen, was im Bezug auf die Kerne besagt, dass alles, was im Leben homogen war, auch nach der Einwirkung der Osmiumsäure homogen bleibt, wie Fischer bemerkt: „Die Osmiumsäure vermag eben hier nichts auszufällen, und so erscheint der Kern nicht anders, als im Leben." (Fixierung, etc. S. 13.) Flemmings Meinung hingegen lautet: „So gut und getreu sie die bekanntlichen Zellformen konserviert, erhält sie den Kern doch keineswegs." Das Wesen der Sache liegt aber darin, dass die Osmiumsäure nicht das Flemming'sche Kernnetz hervorrufen kann, was damit übereinstimmt, dass sie im Kerne gar keine Fällungen erzeugt. Noch wahrscheinlicher ist es, dass sie im Gegenteil, eben ihrer nichtfällenden Eigenschaft zufolge, eher lösend und homogenisierend wirke. Das Eine aber ist gewiss, dass die Osmiumsäurebehandlung fast ausnahmslos keine Kunstprodukte in der Richtung zur Folge hat, dass vom Entstehen neuer Strukturen im Kerne die Rede sein könnte.

In Wirklichkeit verhält es sich so, dass die Osmiumbilder den lebenden sehr nahe kommen, die Nucleolen scharf hervortreten, die Grundsubstanz homogen erscheint, und in Kernen, die schon im Leben formierte Bestandteile zeigen, letztere auch nach der Osmiumsäurewirkung nachweisbar sind. Eine überraschende Wendung nimmt aber die Sache, wenn man die Osmiumsäure in Verbindung mit Essigsäure anwendet, wobei die Osmiumsäure energisch fällende Eigenschaft annimmt; bei Anwendung dieser Verbindung als Fixierungsmittels treten mit einem Schlage die den Grund der heutigen Auffassung der ruhenden Kerne bildenden, scholligen und körnigen Kernbilder auf; in diesen Verhältnissen erkennt man sofort, dass sie vollkommen parallel mit dem oben auseinandergesetzten Fall des Kal. bichromicums laufen; die beiden von einander unabhängigen Fälle bieten zur Beurteilung der Verhältnisse um so sichere Standpunkte.

Wenn wir nun nach alldem noch immer nicht genügend davon überzeugt sein sollten, dass das Entstehen der sogenannten „beliebten" Kernbilder aequivalent mit eiweissfällender Behandlung ist, so mag hier noch ein aus Burchhards[1]) Untersuchungen sich ergebender Beweis angeführt werden. Letzterer fand nämlich, dass die chromsaure Salze hinsichtlich der Fixation in zwei Gruppen zerfallen. In die eine Gruppe gehören: Kalium, Natrium, Caesium, Rubidium, Lithium, ferner Ammonium, Magnesium, Strontium und Zinkumbichromikum, deren Wirkung mit der bekannten Wirkung des Kaliumbichromikums gleichartig ist und daher „kernzerstörende" Salze genannt werden. Die zweite Gruppe dieser Salze bilden das Calcium, Barium und Cuprumbichromikum, welche im Gegensatz zu den „kernzerstörenden" die Struktur des Zellkerns erhalten.

Dass die bichromsauren Salze, wie es aus Burchhardts Untersuchungen hervorgeht, in ihrer Wirkung nicht gleichartig sind, findet darin seine Erklärung, dass ein Teil derselben keine eiweissfällende Eigenschaften besitzt, während die übrigen gute Eiweissfäller sind. Es sind eben die zur zweiten Gruppe gezählten „kernerhaltenden" Salze, welche auch für sich selbst gute eiweissfällende Eigenschaften besitzen. Diese Salze bringen eben deshalb auch ohne Essigsäure die „schönen" Kernbilder zu Stande, was Kal.-bichrom. nur in Verbindung mit Essigsäure bewirkt. So wie nach Burchardt die Salze der ersten Gruppe in verschiedener Stärke wirken, so kann es auch keine scharfe Grenzen zwischen beiden Gruppen geben, da die Eiweissfällungsfähigkeit schon in den letzten Gliedern der ersten Gruppe auftritt, und daher ein Uebergang zur zweiten, eiweissfällenden Gruppe bildet; es ist mindestens das mir zugänglich gewesene Zink.-bichrom. eiweissfällend.

Nach alldem braucht die Bedeutung der eiweissfällenden Eigenschaften der übrigen Fixierungsmittel betreffs der Kernstrukturen nicht näher erörtert zu werden, da sie nach dem Vorhergesagten selbstverständlich wird; ebenso wird es vom chemischen Standpunkte erklärlich, warum im allgemeinen Gebrauche die sauren, und vorzüglich die Essigsäure enthaltenden Flüssigkeiten sich am meisten bewährt haben,

[1]) Eugen Burchardt. Bichromate und Zellkern. La Cellule. T. 12. 1897. S. 350.

was sich mit der chemischen Thatsache deckt, dass in Gegenwart von Säuren auch die Eiweissfällungen vollständiger zu Stande kommen.

Es bleibt nun noch das spezifische Mittel der Kernstrukturen, die Essigsäure für sich selbst, welche das am meisten gebrauchte Argument Flemmings bildet. Die Essigsäure ist für die Beurteilung unserer Frage umsomehr von Bedeutung, als sie keine allgemein eiweissfällende Fähigkeit besitzt[1]); da ja, wenn es sich auch nur in einem Falle erwiese, dass die Kernstrukturen auf nicht eiweissfällende Reagentien entstehen, die Frage noch eine andere Erklärung erheischen würde.

An vielen Stellen erwähnt Flemming, dass die Strukturen, wenn auch im Leben nicht sichtbar, auf Zusatz von Essigsäure momentan entstehen, und es wird auf das Wort „momentan" ein solches Gewicht gelegt, dass allem Anscheine nach in Flemmings Beurteilungen dieses momentane Sichtbarwerden eine wichtige Rolle spielt. Nur scheint eben dieses momentane Sichtbarwerden der Kernstrukturen den ebenfalls momentan zu Stande kommenden Eiweissfällungen sehr nahe zu stehen. Es ist nur die Frage, ob man im Kerne bei der Essigsäurewirkung Fällungen annehmen darf.

Flemming spricht in seinem Hauptwerke über die Nucleine der Kerne mit Anführung der Arbeiten von Miescher, Hoppe-Seiler, Plosz, Kühne, Ewald, Lea (Zellsubstanz. S. 92.), und findet es sehr annehmbar, dass das Nuclein in den Kernen localisiert ist. Der Umstand, dass diese citierten Arbeiten auf Grund der Darstellung des Nucleins durch Verdauung stehen, und somit auch in diesen Untersuchungen das Nuclein hauptsächlich als ein Fällungsprodukt der Verdauung charakterisiert erscheint, macht es verständlich, dass in jener Zeit auch die Aufmerksamkeit Flemmings auf die Eigenschaft der Nucleine durch verdünnte Essigsäure gefällt zu werden, auf welche Weise z. B. Lilienfeld und Hammersten die Nucleine darstellen[1]), nicht gelenkt werden konnte.

[1]) Bei Fischer ist es unverständlich, dass die Essigsäure als Fäller der Albumine hingestellt wird; da ja bekanntlich die Essigsäure „in verschiedenen Concentrationen[2] die Albumine nicht fällt, sondern im Gegentheil löst.

[2]) Siehe Otto Cohnheim. Chemie der Eiweisskörper 1900. S. 210.

Wenn nun aber der Chemiker aus einem Organe die Eiweisse einfach durch Wasser, also in undenaturiertem Zustande auszieht, und in diesem Extrakt durch Zusatz von verdünnter Essigsäure einen charakteristischen Eiweissniederschlag erhält, so ist es ja eigentlich die Pflicht des Histologen nachzusehen, ob nicht auch die histologische Essigsäurereaktion Erscheinungen bietet, die auf Fällungen zurückzuführen wären. Nun sind aber die im frischen Kerne auf Essigsäure momentan entstehenden, den Charakter von Niederschlägen zeigenden Strukturen nach Allem auf die Essigsäurereaktion der Nucleoproteide zurückzuführen. Das wichtigste Reagens der gegenwärtigen Kernstrukturen, die Essigsäure bildet also nicht nur kein Argument, wie es allenthalben zum Beweis der lebenden Strukturen angeführt wird, sondern weist vielmehr, als das spezifische Fällungsmittel der Kernsubstanz noch entschiedener als die übrigen Fällungsmittel darauf hin, dass die momentan entstehenden Kernstrukturen als Fällungserscheinungen zu deuten sind.

Womit glaubten eigentlich diejenigen, die nach dem Gesagten es nicht als bewiesen erachten, dass es sich hier wirklich um Fällungserscheinungen handle, es sich zu erklären, dass diese „beliebten" Kernbilder immer und überall nur bei Anwendung von eiweissfällenden Mitteln erscheinen, hingegen bei nicht eiweissfällenden Mitteln (Osmiums.-Kal. bic.) ausnahmslos vermisst werden? Es ist doch nicht anzunehmen, dass es jemand unternehmen würde, diese Erscheinungen auf Lichtbrechungsverhältnisse, auf die man sich bisher so oft berufen hat, zurückzuführen!

Die Verteidiger der gegenwärtigen Strukturen können auch der Frage nicht aus dem Wege gehen, warum in den fixierten ruhenden Kernen diese Strukturen meist als völlig ungeordnete, regellose Schollen und Körner erscheinen und überhaupt ein solches Bild bieten, welches der unbefangene Beobachter in dem Bewusstsein, dass es sich beim Kerne um Eiweissstoffe handle, in erster Reihe für Eiweissniederschläge halten würde. Altmann sagt[1]): „Vergleicht man die zahlreichen Kernbilder, welche von den verschiedenen Autoren an verschiedenen Zellarten be-

[1]) Richard Altmann. Die Elementarorganismen. Leipzig 1894. Seite 44.

sonders in der Ruhe des Kernes gewonnen worden sind, so ist zunächst der Umstand auffallend, dass nirgends eine Konstanz, nirgends ein Gesetz der Erscheinung sichtbar ist."

Die Schollen und Körner, eventuell eine regellose Netzartigkeit, das Fehlen jeder Regelmässigkeit erinnern schon an sich an Fällungen, und wenn Flemming neuerdings gegenüber den Verteidigern der Fällungen bemerkt: „Dabei würde sich freilich gleich die Frage aufdrängen, warum denn zu Strängen und nicht auch zu Klumpen von verschiedener Form", so lässt sich nichts anderes sagen, als dass in Wirklichkeit Klumpen von verschiedener Form eine sehr häufige Erscheinung in ruhenden, fixierten Kernen bilden.

Es liesse sich eine ganze Sammlung der ruhenden, fixierten Kernbilder mit verschiedenartigstem Charakter der Strukturen zusammenstellen, hier wollen wir uns aber bloss auf jene Formen beschränken, welche in gewisser Hinsicht auch schon bisher Interesse erweckten. So beschreibt z. B. Flemming in seinem Hauptwerke einen in Chromsäure fixierten Endothelkern, welcher ganz gleichmässig, feinkörnig erscheint. In diesem Falle motiviert Flemming das Fehlen eines jeden Kerngerüstes nach seinen eigenen Worten folgendermassen: „Der Kernsaft ist in stark lichtbrechender, geronnener Form, man sieht deshalb nichts von den Gerüstfäden und der ganze Inhalt erscheint gleichmässig granuliert." (Zellsubstanz, S. 96, Fig. C.) Es ist jedoch einzusehen, dass ein solcher „deus ex machina" der Lichtbrechungsverhältnisse nicht zum Ziele führen kann, da dort, wo die Thatsachen den gesuchten Strukturen völlig widersprechen, die Frage sich nicht einfach mit Lichtbrechungshypothesen abthun lässt. Durch eine solche gleichmässige Granulierung sind die auch im Leben homogen erscheinenden Kerne der Spermatogonen fast bei sämtlichen fällend wirkenden Fixationsweisen in einem gewissen Stadium charakterisiert.

Diese Kerne stellen nach meiner Auffassung die typischen, gleichmässig granulierten Fällungsbilder der ruhenden, jungen, wahrscheinlich in regem Stoffwechsel befindlichen (im Leben ausser Nukleolen völlig homogenen und oft Einschnürungen zeigenden) Kerne dar, welche zugleich das schönste Beispiel dafür bieten, dass die Fällungsbilder bei Weitem nicht beständig im Sinne der Netzstrukturen entstehen.

Ein zweites, häufigeres Fällungsbild des Inhaltes des ruhenden Kernes kommt dadurch zu Stande, dass neben der vorherigen feinen Granulierung in der That auch „Klumpen von verschiedener Grösse" entstehen. An den fixierten Kernen der Salamanderspermatogonen sind bei den meisten Fixationen beide Zustände: der gleichmässig feingranulierte und der gröbere schollige gut zu erkennen, was auch dafür zeugt, dass die Form der Fällung nicht so sehr von der Qualität des Fällungsmittels, als vielmehr von dem Zustande des Kerns abhängig ist. Diese gröberscholligen Kerne deute ich als solche, in welchen nach dem schon abgelaufenen regen Stoffwechsel das angehäufte Chromatin wegen seiner Dichtigkeit in gröbere Schollen ausgefällt wird.

Die Verschiedenheit der fixierten Bilder wächst durch diejenigen Bilder, in welchen die gefällten Bestandteile zu den bereits vorhandenen formierten Teilen hinzutreten. Nach allem bieten die, zu den auch im Leben sichtbaren Bestandteilen, als Gerinnungscentren hinzutretenden Fällungen diejenigen Bilder, welche eigentlich als Grund zur Annahme eines knotigen Kerngerüstes dienen mochten. An diesen Kernbildern suchte Heidenhain eine regelmässige Anordnung der Chromatin nachzuweisen, von der Rabl'schen Hypothese ausgehend, dass die Polarität des Chromatins auch in ruhenden Kernen erhalten bleibe. Die Berechtigungen dieser Unternehmungen haben allerdings noch keine Bestätigung erfahren, und kann in dem regel- und ordnungslosen Fällungsbilde des ruhenden Kernes, irgend eine Gesetzmässigkeit unmöglich angenommen werden. Das Erzwungene dieser Unternehmungen geht schon daraus hervor, dass ja viele fixierte ruhende Kerne überhaupt keine balkige Bestandteile zeigen, wo demnach von dieser supponierten Polarität überhaupt nicht die Rede sein kann.

Ein häufiges Fällungsbild ist auch dasjenige, in welchem um die auch im Leben sichtbaren Stränge und Balken ein feinerer, körnig-fibrillärer Niederschlag — die parachromatische Substanz der Autoren — erscheint. Zu dieser gehört das Heidenhain'sche Lanthanin, — welches der von den Autoren beschriebenen, ausserhalb des chromatischen Gerüstes zu findenden fein granulierten Substanz, ferner dem Pfitzner'schen Parachromatin, dem Schwartz'schen Paralinin und auch dem Linin entspricht — von denen es eigentlich Flemming von allem An-

beginne an niemals ausgeschlossen hat, dass sie nicht Kunstprodukte wären.

Nachdem nun das Lanthanin 1. im Leben nicht sichtbar ist, 2. bei Anwendung nicht fällender Mittel (Osmiumsäure, — Kalium-bichrom.) niemals erscheint, 3. bloss durch fällende Reagentien dargestellt werden kann, 4. der Charakter des hierdurch entstehenden Bildes an Eiweissniederschlägen erinnert, — liegt gar kein Grund vor, auf etwas anderes, als Fällungsprodukte zu denken. Schliesslich weist der Umstand, dass das Lanthanin jener Substanz entspricht, die neben den im Leben sichtbaren, formierten Bestandteilen auch auf Zusatz verdünnter Essigsäure feinkörnig gefällt wird, unmittelbar darauf hin, dass wir es als das Fällungsprodukt einer zu den Nucleoproteiden gehörenden Substanz betrachten müssen. — Auch Lee-Meyer meint (1898, S. 300): „Aus Heidenhains Arbeit geht mir nicht hervor, dass er irgendwelche Versuche angestellt hat, um die Präformation des Lanthanins im Kerne zu beweisen.“ — Neben dem Namen Parachromatin ist „Lanthanin“ überflüssig; gegenüber dem Schwartz'schen Linin und Paralinin hat es insofern mehr Berechtigung, als diese letzteren Begriffe aus den Schwartz'schen Untersuchungen mit völlig konfuser Bedeutung hervorgehen. (S. unten.)

Nach Besprechung der Untersuchungen mit fällenden Reagentien gehe ich nun zu den Behandlungen mit nicht fällenden Fixierungsmitteln über, wo wir, entsprechend den veränderten chemischen Wirkungen, mit einem Schlage ganz andersartigen Ergebnissen begegnen, und daraus von den früheren völlig abweichende Anschauungen sich ergeben. So in erster Reihe die Anschauung Altmanns[1]), welche hauptsächlich auf den nicht eiweissfällenden Behandlungen mit Osmiumsäure, Kal.-bichrom., Molybdensäure-Ammonium beruht, eigentlich aber als eine mit jeder Thatsache in Widerspruch stehende Theorie erscheint.

Die Kritik der lebendigen Kerne wird überhaupt nicht berührt; eigentlich wird auch die Wirkung der Osmiumsäure und des Kali-bichromicums, seine Hauptflüssigkeit bietenden Reagen-

[1]) Richard Altmann. Ueber Kernstruktur und Netzstrukturen. Arch. Anat. u. Entwickl. 1892. S. 223.

Derselbe. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1894. 2. Aufl.

tien, nicht näher besprochen, trotzdem dass diese hinsichtlich ihrer Wirkung auf die Kerne schon vor ihm gründlich untersucht worden sind, auf welche Untersuchungen aber Altmann überhaupt nicht reflektiert, obgleich die Wirkung seiner Flüssigkeit von der Wirkung der beiden Bestandteile abgeleitet werden kann; beide sind nämlich ohne Säurezusatz keine Eiweissfäller und dementsprechend behalten die Kerne im Allgemeinen ihren homogenen Charakter bei. Infolge der nichtfällenden Wirkung können auch schon im Leben gelegentlich vorhandene Teile homogenisiert werden, andererseits ist auf die nichtfällende Wirkung eine gewisse Vacuolisationserscheinung zurückzuführen.

Dass diese Erscheinungen im Grossen und Ganzen nicht das Ergebnis einer besonderen, spezifischen Wirkung von Osmiumsäure oder Kal. bichrom. bilden, sondern in erster Reihe auf Nichtfällung der Eiweisse beruhen, zeigt auch das von Altmann gebrauchte Molybdensäure-Ammonium, welches entsprechend seiner nichtfällenden Eigenschaft ebenfalls derartige Kernbilder hervorruft, wie auch z. B. in den Arbeiten von Pfitzner[1]), Tangl[2]) das nichtfällende Natr. sulf. ähnliche Erscheinungen erzeugt. In den mit diesen Reagentien behandelten Kernen befindet sich das Chromatin in der Grundsubstanz und die Altmann'schen sich nicht färbenden Granula stellen eigentlich vacuolenartige Gebilde dar.

Die Granula werden von Altmann in strengstem Sinne des Wortes fabriciert; sagt doch er selbst. dass ein Fortschritt nur von künstlichen Eingriffen zu erwarten steht und dass seine Granula überall vorhanden sind, „nur müssen dieselben herausgearbeitet werden." Altmann führt den eigentümlichen Charakter seiner Kernbilder darauf zurück, dass er nicht mit sauren Reagentien fixiere; seiner Ansicht nach bringen die sauren Flüssigkeiten „Zerstörungen" in den Kernen zu Stande und hält er eben die allgemein beliebten Fixierungsmittel für „kernfeindlich". In dieser seiner Auffassung tritt die Teilung der Fixierungsmittel in zwei Gruppen — in den fällenden und nicht fällenden — wie

[1]) Pfitzner. Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns. Morph. Jahrb. 11. B. 1885.

[2]) Franz Tangl. Ueber das Verhältnis zwischen Zellkörper und Kern während der mitotischen Teilung. Arch. f. mikr. Anat. 30. Band. 1887. S. 529.

auch der dem entsprechende zweiartige Charakter der Kernbilder schön zu Tage. — Es mangelt bei Altmann auch nicht an völlig grundlosen Annahmen, wie z. B., dass: „der ruhende Kern frei von Eiweiss ist" und diese „Abnormität" sollte nach ihm die Notwendigkeit seiner neuen Methoden zum Erkennen der wirklichen Strukturen begründen!

Das von Reinke[1]) benutzte Lysol bietet dadurch, dass es von ausgesprochen alkalischer Reaktion ist, ein Beispiel für die zerstörendsten Kernreaktionen. Die Reinke'sche Auffassung stützt sich auf den, durch die Wirkung des Lysol eintretenden Lösungen, indem er die nach der Auflösung des Chromatins eintretenden Veränderungen auf die Gegenwart einer anderen, von ihm Oedemantin benannten Substanz zurückführt. Wenn nun aber in dem, durch die Wirkung eines solchen, ausgesprochen alkalischen Mittels homogen gewordenen Kerne nach einer gewissen Zeit gewisse Formationen entstehen, so können dieselben nur als Macerationserscheinungen gedeutet werden, und ist man in diesem Falle umsoweniger berechtigt aus ihnen auf lebendige Verhältnisse zu schliessen, als ja das Lysol eigentlich ein geheimes Mittel ist, welches als solches nicht rationell zu Untersuchungen verwendet werden kann.

In dieser Richtung aber, in welcher Reinke die Lysolwirkung zu seinen Folgerungen heranzieht, führt es geradezu auf Irrwege. In seinen Arbeiten wird es bloss aus einer Bemerkung ersichtlich, dass er in der Lysolwirkung nicht die Auflösung des Chromatins, sondern eigentlich die Auslösung desselben sieht (Zellstudien. S. 401.), was natürlicher Weise in der Auffassung der Verhältnisse einen riesengrossen Unterschied macht. Nachdem man aber bekanntlich die Eiweisse von ihrem Orte weder durch Osmosis noch durch Diffusion nicht so ohne Weiteres hinausspazieren lassen kann, kann unmöglich angenommen werden, dass auf die Lysolwirkung irgendwelche Eiweissarten aus dem Kerne hinausdiffundieren.

Die Wirkung eines so ausgesprochen alkalischen Mittels führt eigentlich infolge der Lösung der Kernbestandteile eine

[1]) Dr. Friedrich Reinke. Ueber einige Versuche mit Lysol etc. Anat. Anz. 8. Bd. 1893. S. 532.

Derselbe. Ueber einige weitere Resultate der Lysolwirkung. Ibidem. S. 639.

Derselbe. Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. 34. Bd. 1894.

Substanzvermengung im Kerne herbei, und können die durch diese Substanzvermengung entstehenden Veränderungen derzeit nicht zu richtigen Schlüssen verwertet werden.

Hinsichtlich der strukturellen Auffassung begegnen wir in der Arbeit Schwartzs[1]) noch einem neuen Bestandteile, dem sogenannten Linin: das Pyrenin, Amphipyrenin, Paralin sind bloss neue Worte für alte Begriffe. Seiner Ansicht nach ist eigentlich das Kerngerüst ein doppeltes, indem das Chromatin in einer anderen, gerüstbildenden, besonderen Grundsubstanz, in seinem Linin, gebettet ist. Nachdem aber, wie aus obigen Auseinandersetzungen hervorgeht, im allgemeinen ein für unser mikroskopisches Auge im Kerne sichtbares Netz- oder Gerüstwerk sich als irreell erwiesen hat, bleibt es bloss unsere Pflicht, darauf hinzuweisen, auf welche Weise Schwartz zur Annahme seines doppelten Gerüstes gelangt ist.

In seiner Arbeit fällt es zunächst auf, dass er trotz der ausgedehnten Anwendung der chemischen Mittel und chemischen Begriffe dennoch den mystischen Begriff des „Fixierens" allgemein als Argument gebraucht, ohne denselben vom chemischen Gesichtspunkte näher zu erwägen. So sind auch nach ihm in den lebendigen, jungen Zellen keine Strukturen zu sehen, aber wie er sagt: „sie sind aus irgend einem Grunde unsichtbar; fixiert man die jugendlichen Kerne, so tritt das engmaschige Kerngerüst zu Tage." (S. 82.) — Also löst auch bei ihm mit Ausserachtlassung der chemischen Gesichtspunkte, der „deus ex machina" der Fixation mit einem Schlage die Frage der Unsichtbarkeit.

Für die Existenzberechtigung seines Linins suchen wir in seiner Arbeit vergebens irgend ein nennenswertes Argument. Bei der Wasserwirkung erwähnt er, dass das Chromatin sich verteile und bildet dann das Linin, „die eigentliche Masse der unlöslichen Substanz, wovon wir uns bei der Fixierung der vacuolen-bildenden Kerne überzeugen können." (S. 93.) Wieso aber diese Fixierung das Vorhandensein der neuen Substanz beweise, darauf lässt er sich nicht ein: aus dem oben Gesagten ist es aber begreiflich, dass die Fixation für sich selbst einen solchen

[1]) Frank Schwartz. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 5. Bd. 1887.

Beweis nicht erbringen kann. — Von der Wirkung des schwefelsauren Magnesiums sagt er an einer Stelle: „Sehr deutlich schied sich das Linin der Fibrillen von dem Paralinin der Gerüstsubstanz" — ohne es aber auf irgend eine Weise zu motivieren, weshalb er das entstehende Netzwerk für eine neue Substanz, das Linin halte.

Uebrigens sind einige seiner Untersuchungsergebnisse geeignet, auf den Wert seiner Untersuchungen ein Licht zu werfen, so z. B. dass Ferrocyankali-Essigsäure das Chromatin löse, was vom chemischen Gesichtspunkte a priori eine Unmöglichkeit ist. Ebenso beruht auch seine Angabe, dass Kuprumsulfat das Chromatin löse, auf einen Irrtum, wie es Zimmermann[1]) nachgewiesen hat und der auch in seinem Buche über den pflanzlichen Zellkern[2]) auf die Unhaltbarkeit mehrere andere Angaben Schwartz hinweist.

Ich erwähne alldies bloss deshalb, um auf den Ursprung der neuen Substanz, des Linins, hinzuweisen, welches schliesslich als nichts anderes, als eine Transformation des Chromatins erscheint, indem eigentlich Schwartz auf Grund irrtümlicher Weise supponierter Lösungen das verschwunden gedachte, in Wirklichkeit aber vorhandene Chromatin mit einem neuen Namen taufte. Dem Chromatin legt er übrigens eine untergeordnete Bedeutung bei, so dass er eben aus diesem Grunde das Kuprumsulfat besonders zur Fixierung empfiehlt, weil es ja nichts anderes als das Chromatin löse!

Nach alldem können wir uns davon überzeugen, dass die bisherigen strukturellen Ansichten — mit Einschluss der Bütschli'schen Wabentheorie, auf die wir nach dem Vorausgegangenen nicht weiter eingehen müssen[3]) — keine gehörige, objektive Grundlage besitzen. Die Unhaltbarkeit derselben geht fernerhin auch daraus hervor, dass sie mit den mitotischen Erscheinungen nicht nur in keinen rationellen Zusammenhang zu bringen sind, sondern zwischen beiden eigentlich eine unüberbrückbare Kluft besteht.

[1]) A. Zimmermann. Ueber die chemische Zusammensetzung des Zellkerns. Zeitschr. f. wiss. Mikr. 4. B. 1896. S. 81.

[2]) Derselbe. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena, 1896. S. 28.

[3]) In Bezug auf das Plasma S. A. Fischer: Ueber Protoplasmastruktur. Antwort an O. Bütschli. Arch. Entwicklungsmechanik. Bd. 13. 1901.

Von den bisherigen strukturellen Theorien ebenso, wie von den Kunstprodukten der ruhenden Kerne führt nirgends ein Weg eine Verbindung zu dem, in der Gänze des Kernes gleichmässig, gleichsam mit einem Schlage auftretenden, regelmässig angeordneten, feinen mitotischen Chromatinfaden.

In vollem Masse werden diese Schwierigkeiten von Altmann gewürdigt: „Beide Umstände, jene Gesetzlosigkeit und Leerheit des Ruhekerns und der schroffe, durch nichts motivierte Uebergang in die dichteren, präzisen Formen der beginnenden Teilung deuten schon allein darauf hin, dass unsere Kenntnisse, insbesondere am ruhenden Kerne durchaus lückenhafte waren." (Elementarorganismen. 2. Aufl., S. 44.) Seine ansehnlichen Bioblastkugeln aber, abgesehen davon jetzt, dass ihr Vorhandensein im Kerne jeder objektiven Grundlage entbehrt, können nicht einmal auf theoretischem Wege als Ursprungsteile des an Zartheit oft dem feinsten Federstrich nahekommenden Kernfadens hingestellt werden.

Wir können aber noch weiter gehen. — Indem die Bilder der Ruhekerne eben dann, wenn sie sich zur Teilung anschicken, in Folge der Chromatinvermehrung stets gröbere Fällungen zeigen, entfernen sie sich eigentlich der Form nach von der Mitosis, anstatt derselben sich zu nähern, da sie in immer gröberen Gegensatz zu dem, anfangs unendlich feinen und regelmässigen Charakter des mitotischen Kernfadens treten.

Die gegenwärtige Auffassung steht mit den Thatsachen auch insofern in Widerspruch, als die Vermehrung der Chromatinsubstanz bei der Anschickung zur Teilung auch im Leben Hand in Hand mit stets reinerer Sichtbarkeit gehen müsste, so dass eben nach der gegenwärtigen Auffassung kein Grund dafür vorhanden ist, warum wir nicht den Uebergang der ruhenden Kernstruktur in die mitotische Anordnung verfolgen können; dennoch besteht die Thatsache, dass wir keinen auch nur halbwegs annehmbaren Uebergang kennen, wie denn überhaupt ein Uebergang aus den Kunstprodukt-Strukturen in das Bereich der allem Anscheine nach mathematisch pünktlichen Erscheinungen der Mitosis unmöglich gefunden werden kann.

Das schönste Zeugnis der Objektivität giebt Schleicher, indem er noch zur Zeit der ersten Erkennung der mitotischen Teilung bei seinen Untersuchungen über lebendige Kernteilungen

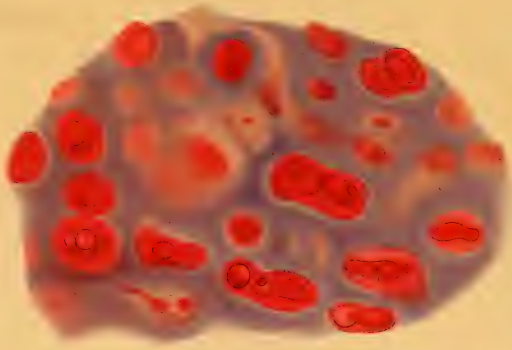
sich folgendermassen äusserte: „Zudem für uns, die wir an das notwendige Vorkommen eines Kernnetzes, wie auch eines Kerngerüstes nicht glauben, ist es von theoretischer Seite ganz unbegreiflich, wieso auf einmal in einem zuvor homogenen Kern durch eine plötzliche Sonderung das Gerüst des kariokinetischen Kernes entstehe“ — (Knorpelzellteilung. S. 264.) Bei aller Anerkennung des „ignoramus“ begiebt er sich keinen Augenblick auf das Gebiet der den Thatsachen widersprechenden und eigentlich gar nichts erklärenden Kunststrukturen.

Nach dieser in allgemeineren Zügen gehaltenen Kritik beabsichtige ich, in der folgenden Mitteilung die nähere Untersuchung der Ruhekerne und die Erscheinung des Uebergangs in die mitotische Teilung zu behandeln.

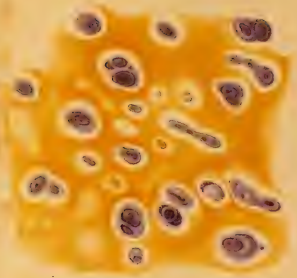
1
2
3
4
10
8
6
7
9
5
11
12
15
14

28
29
31
32
33
36
35
34
38
37

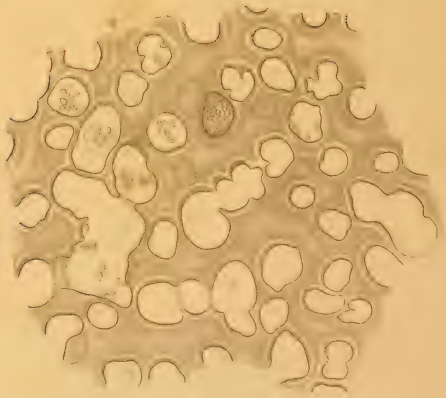
1



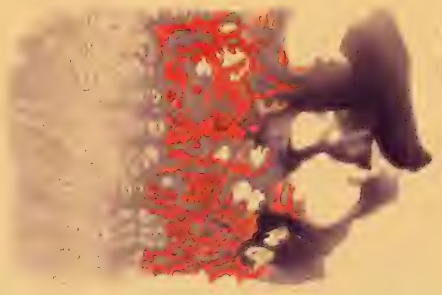
3



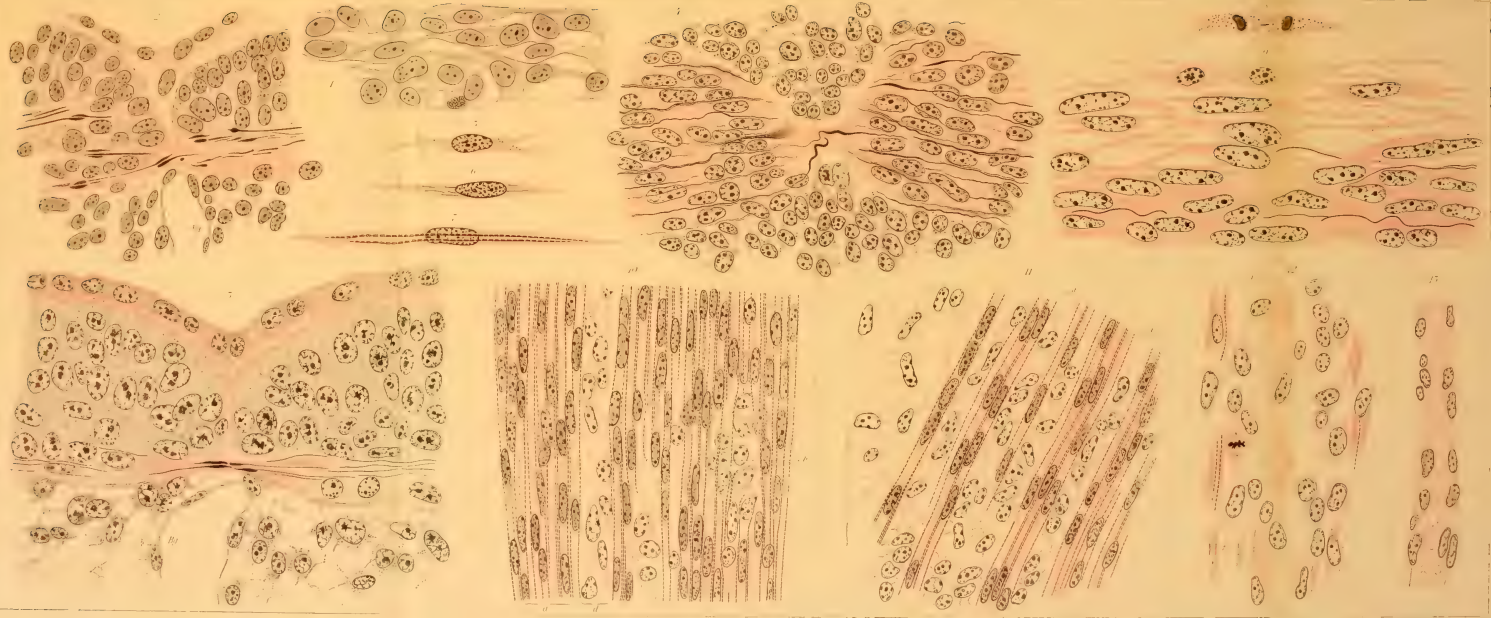
2

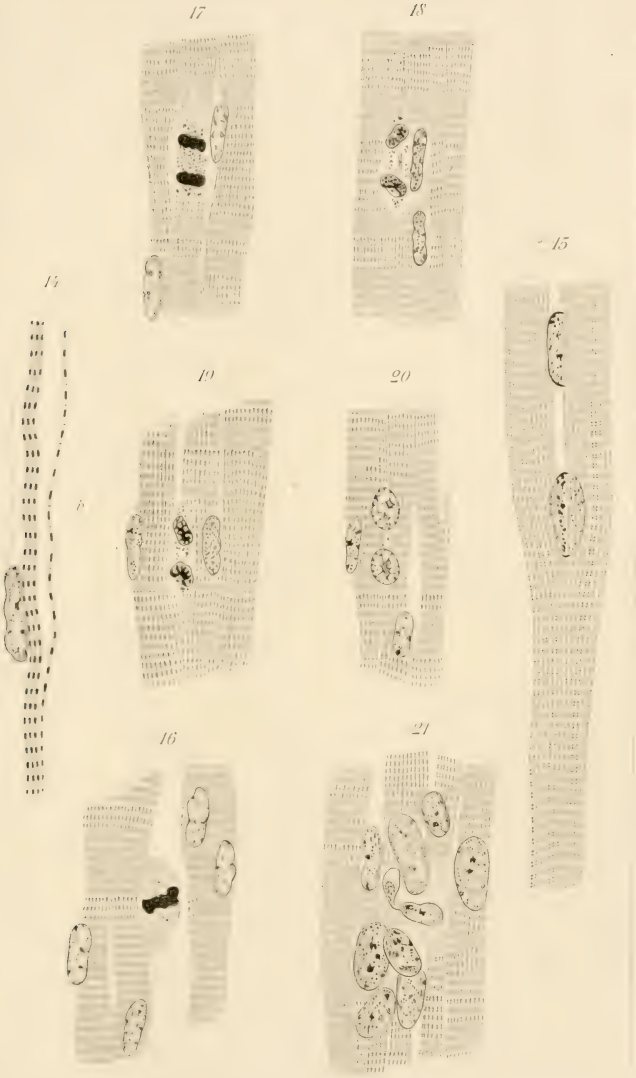


5



1
3
2
4
6
5
8
7

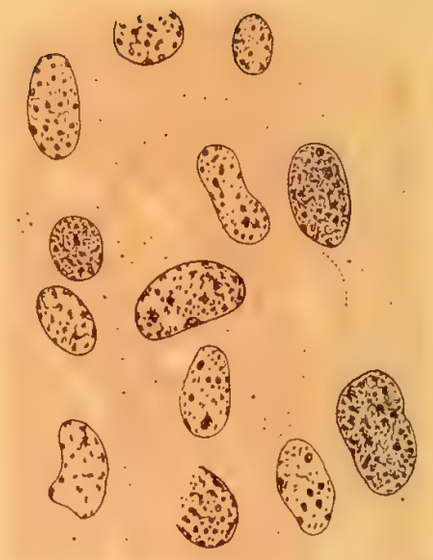




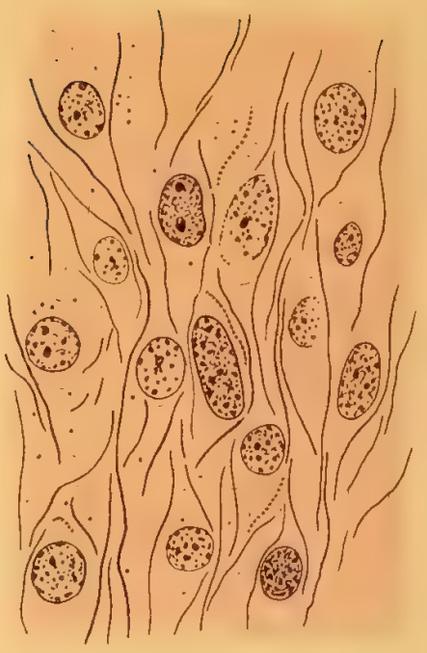
Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen) in Bonn.

25

25

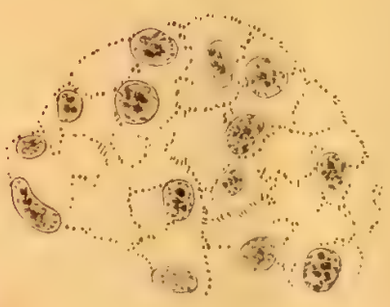


26

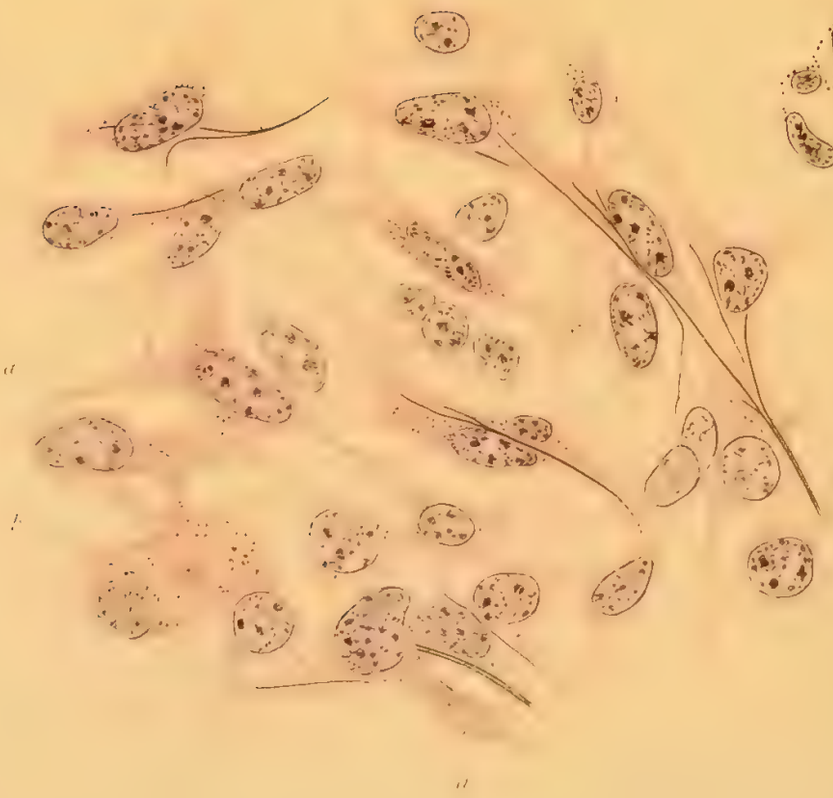


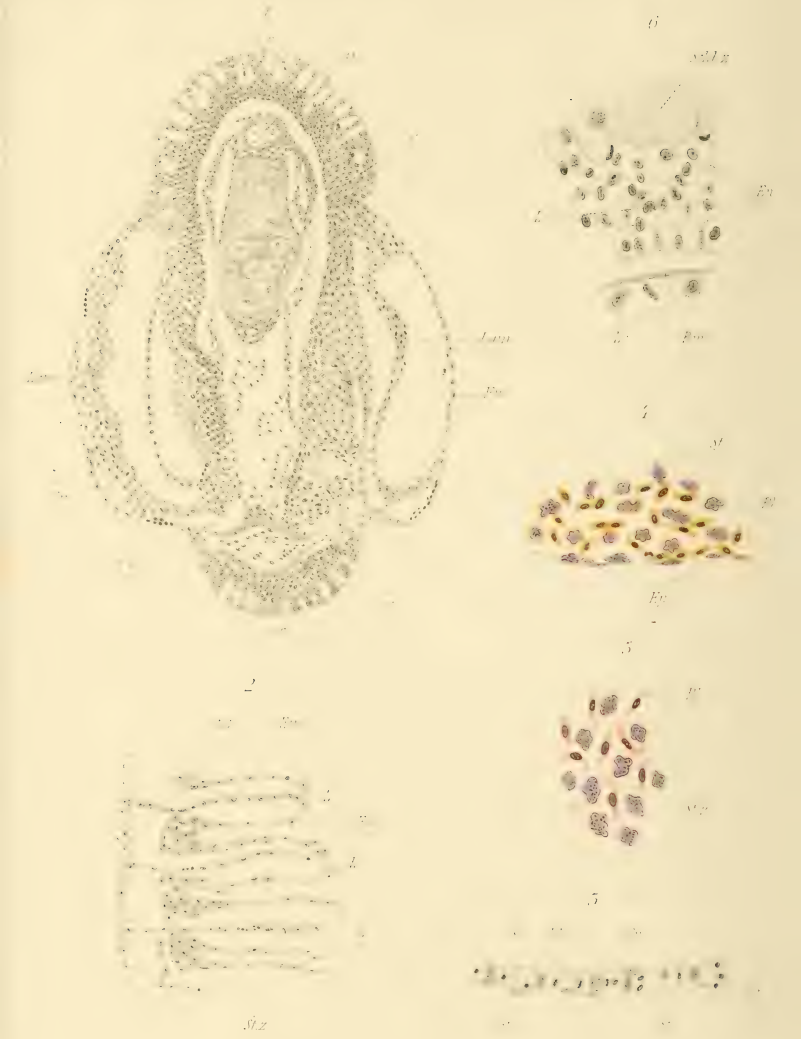
27

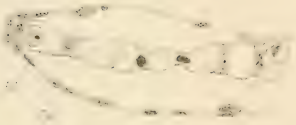
28

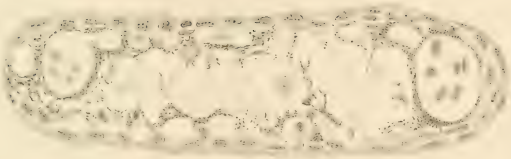


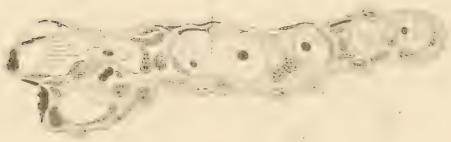
29





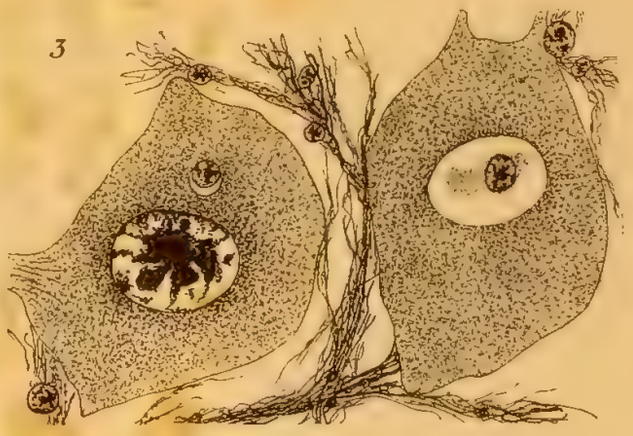




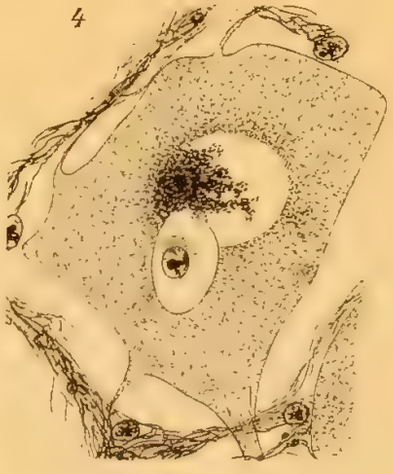


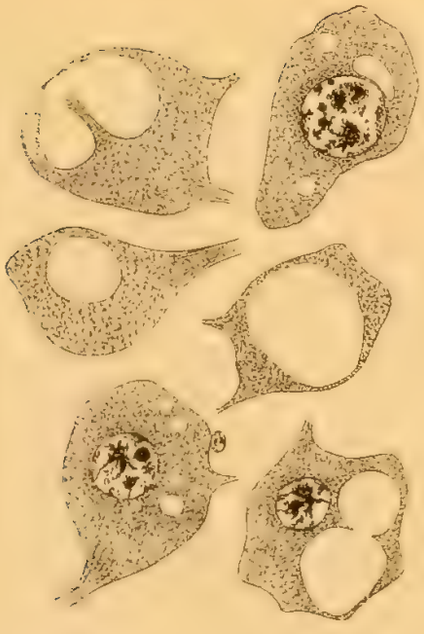
1

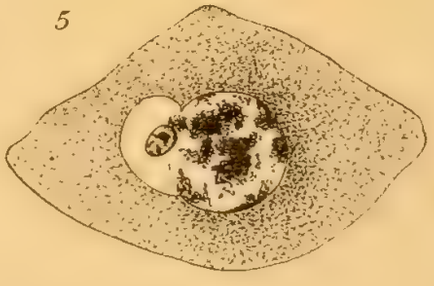
2

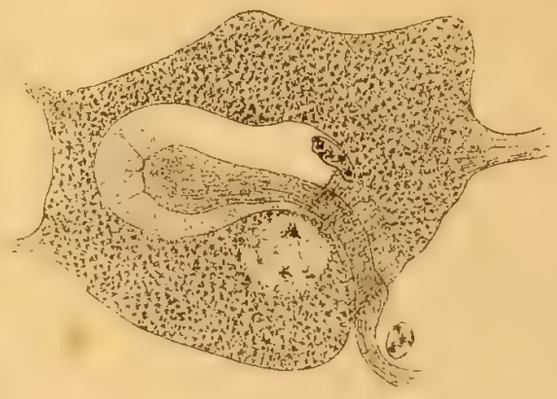

3

8


4


6

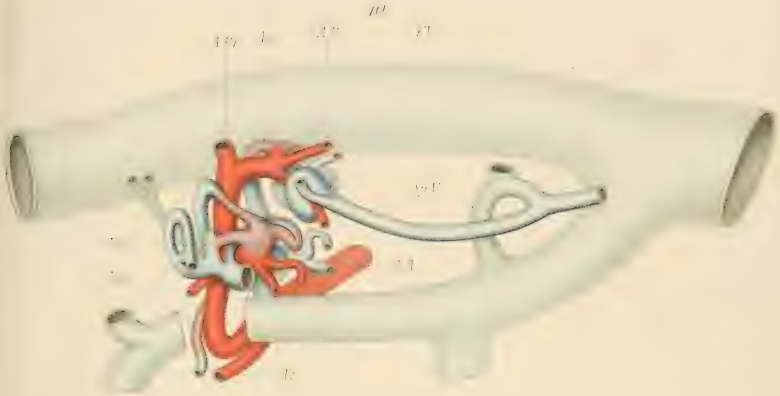

5


7

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

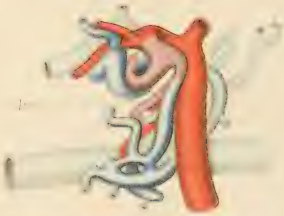
1
3
2
4
5
6

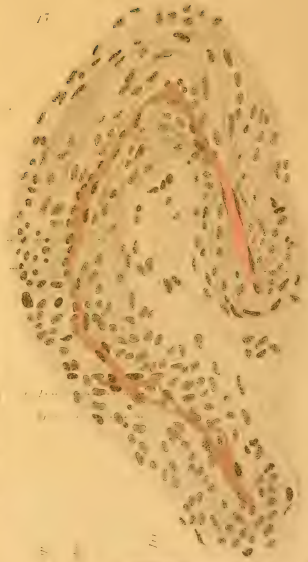
10

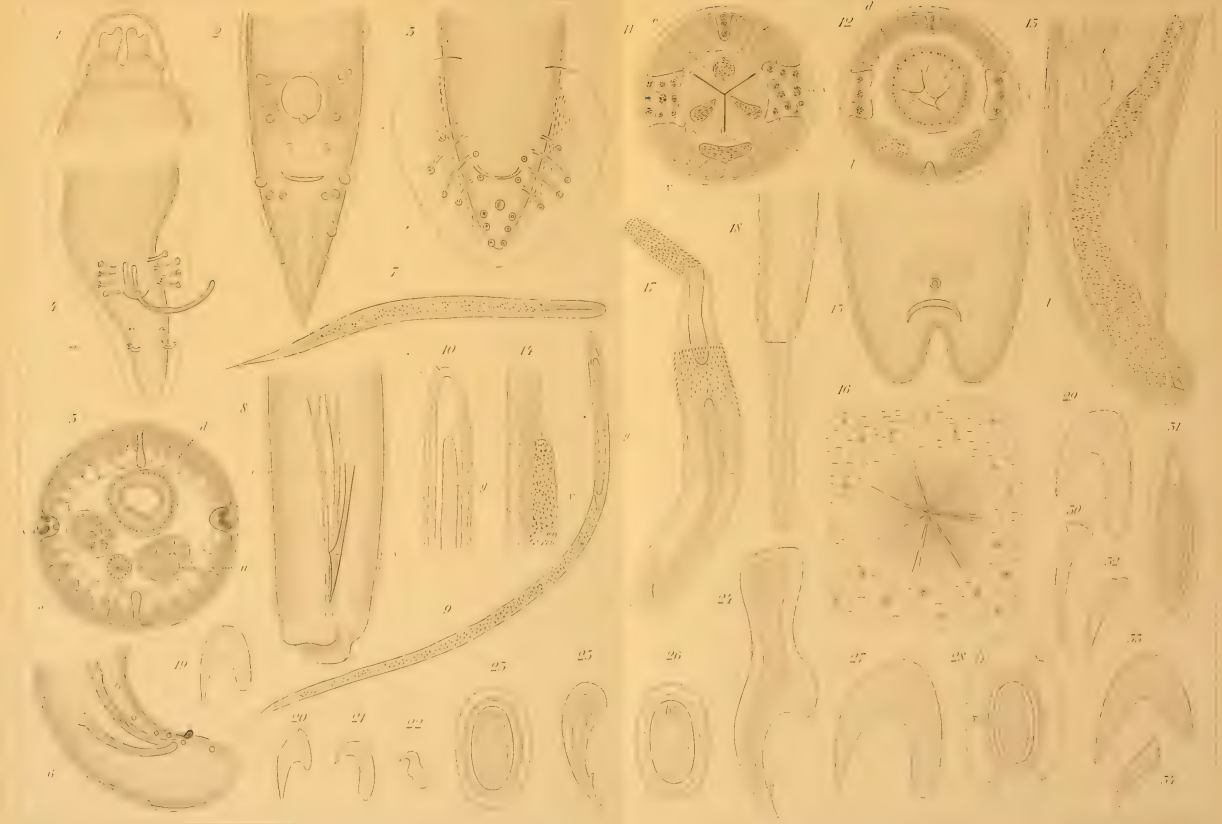


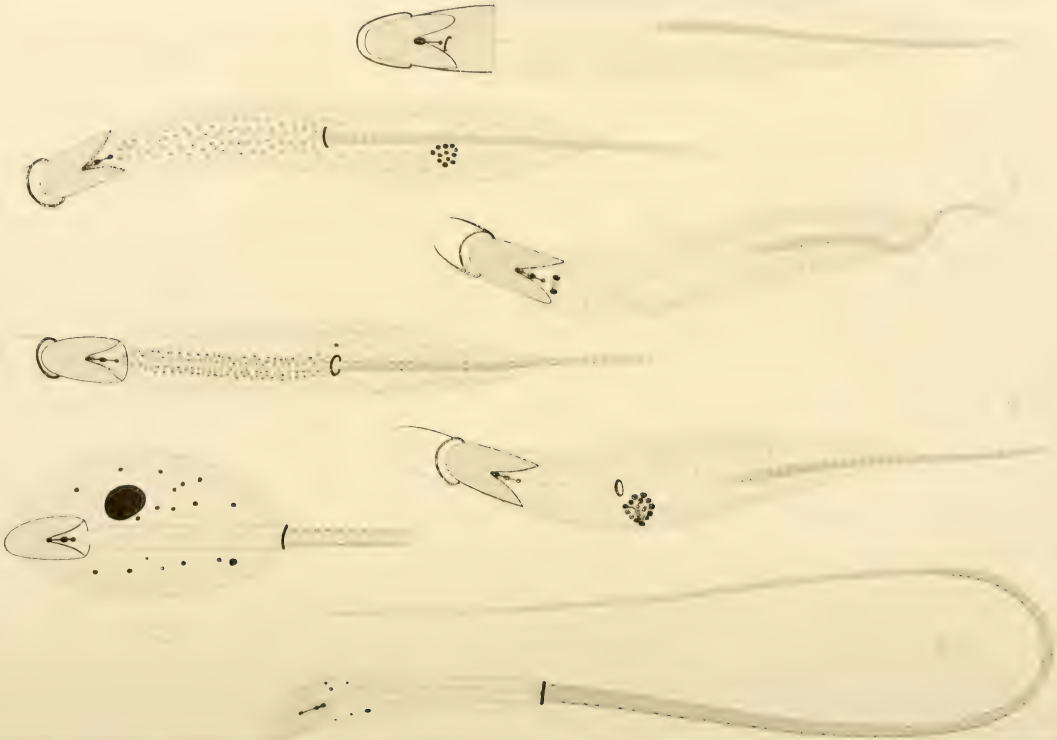
9

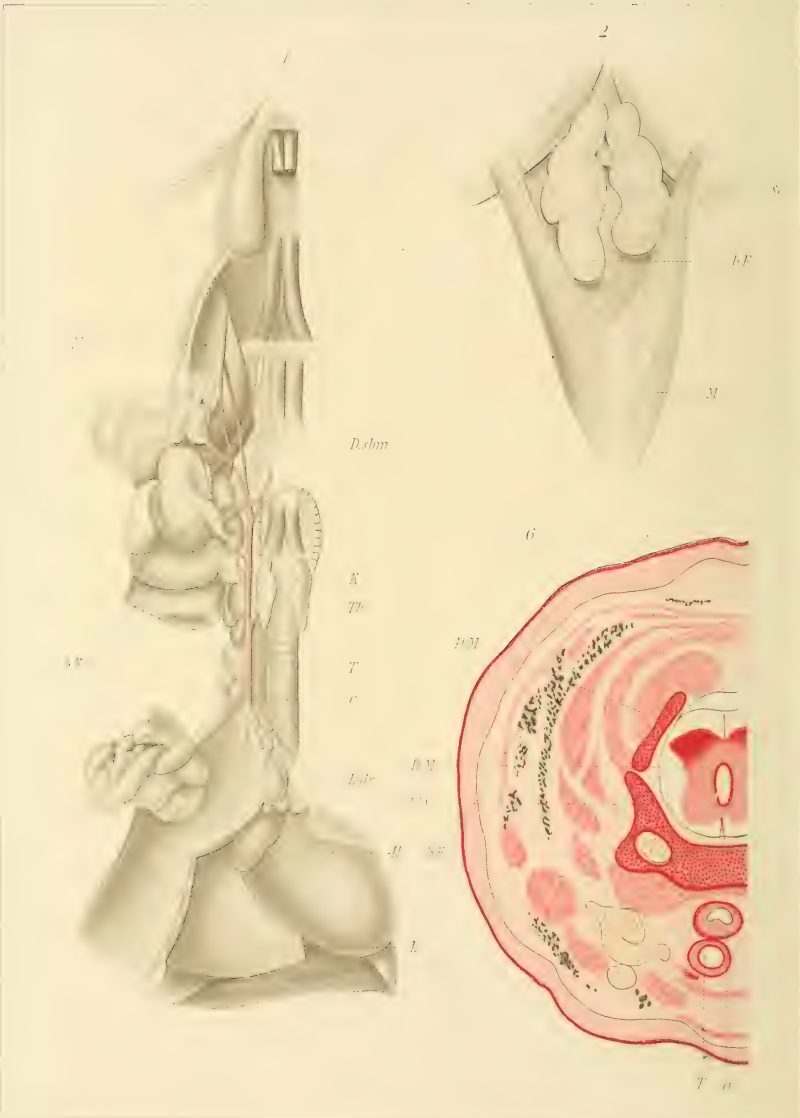
11

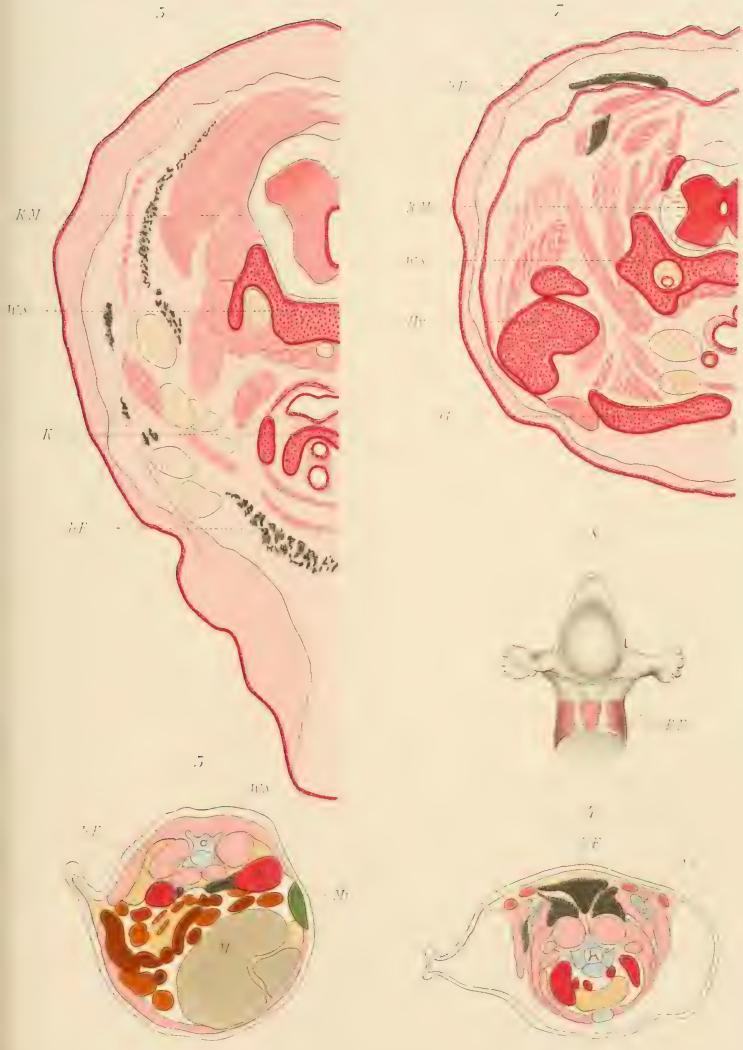


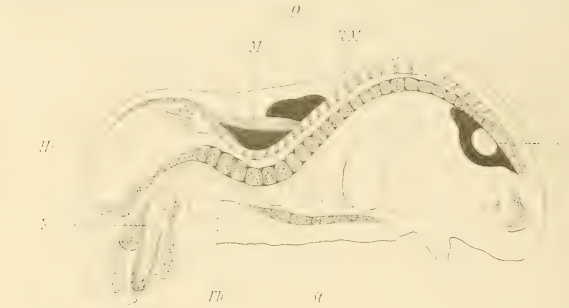






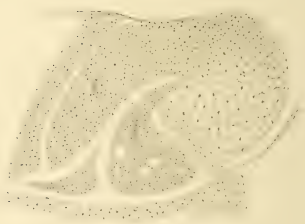

1
2
D.sbm
K
T
L
M
6
T


5
7
K.M
K
5
7

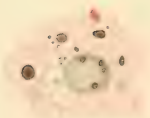


10

11

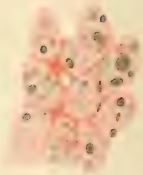


12

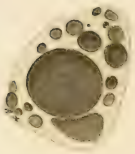


13

14

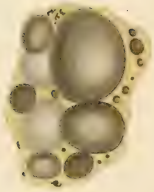


17



18

19

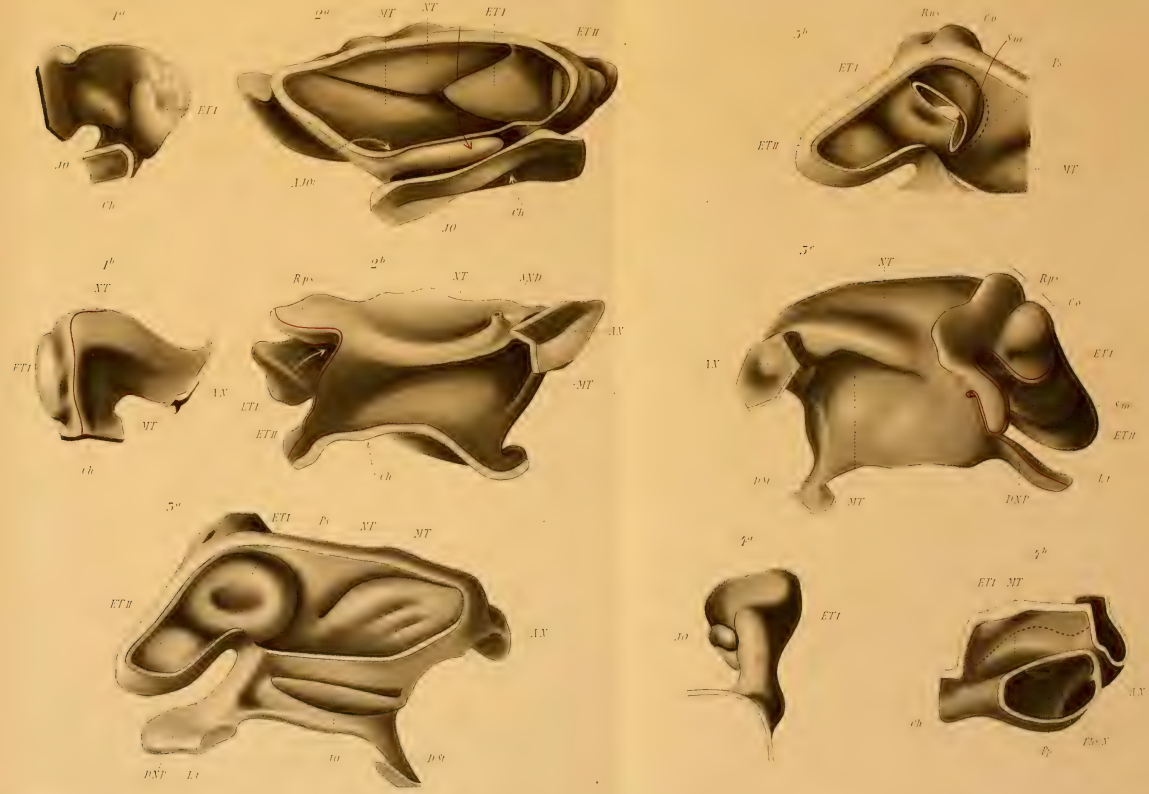


20

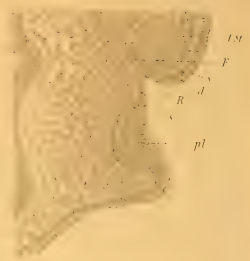
15

16

21


1a
ET I
JO
Ch
2a
MT
NT
ET I
ET II
AJO
JO
Ch
1b
NT
ET I
AX
MT
Ch
2b
Rps
NT
AND
AX
MT
ET I
ET II
Ch
3a
ET I
Ps
NT
MT
ET II
AX
DNP
Lt
JO
DSt
3b
Rns
Co
Sm
Ps
ET I
ET II
MT
3c
NT
Rps
Co
AX
ET I
Sm
ET II
Lt
DM
MT
DNP
4a
ET I
JO
4b
ET I
MT
AX
Ch
Pp
Ph. N

Hypogeophis rostratus
Stadium 2



3

4

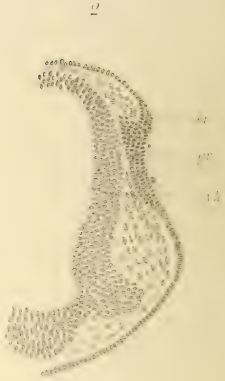
Hypogeophis rostratus
Stadium 3

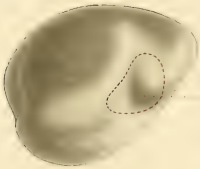
6

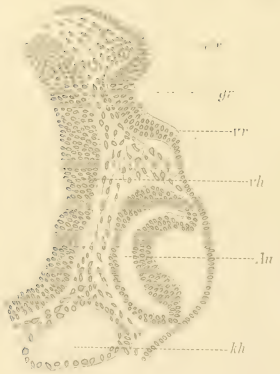
7

Hypogeophis rostratus

1
gp


2


3

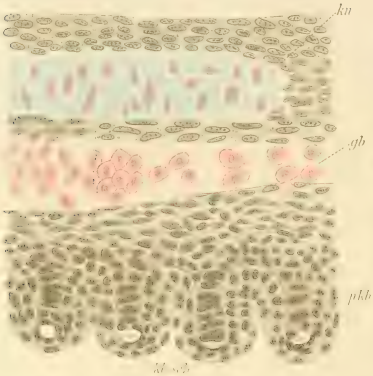

4
gv
vv
vh
Au
kh

5

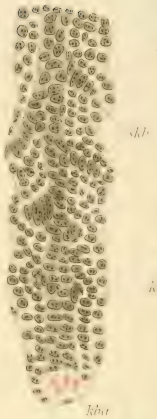
7
6
9
8

1
A
B
II
gb
ch
spl
ar
2
I kb
gb
II kb
III kb
IV kb
3
gb
4
kn
gb
spw
5
gb
schl
spw
6
kn
gb
spw
kb sch
7
kn
gb
kb sch
8
kn
gb
spw
kb sch
9
kn
spw
kb sch
10
p kb
ck
m
11
gb
pr kb
sch
12
kn
gb
kb
13
14
15
kn
abg
zg

16



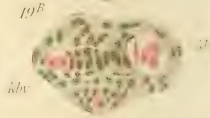
18



17

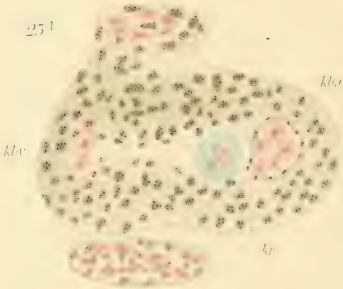
19A

19B

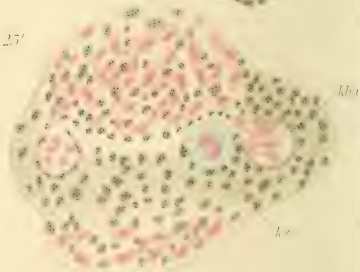


19C

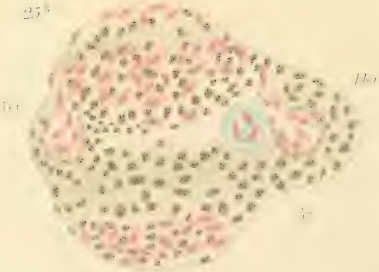
25A



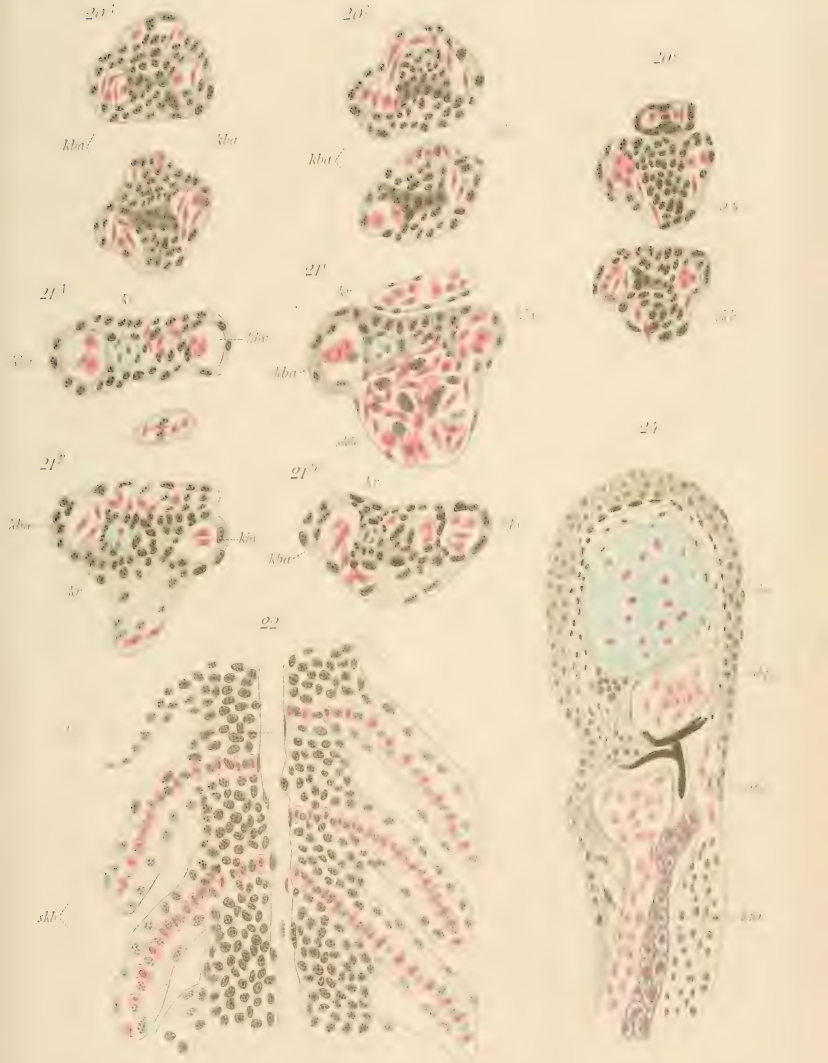
25C

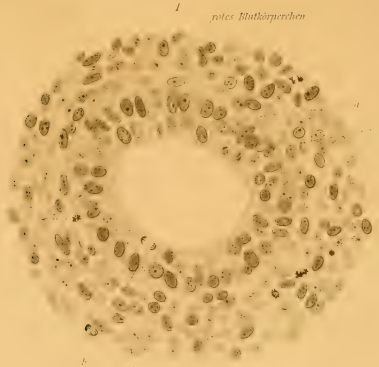


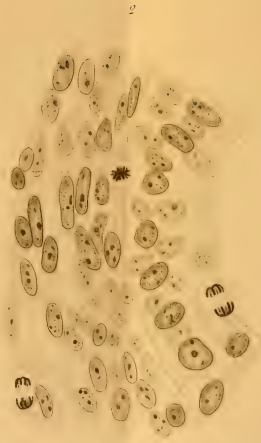
25B

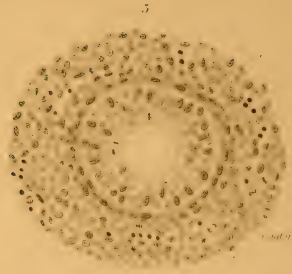


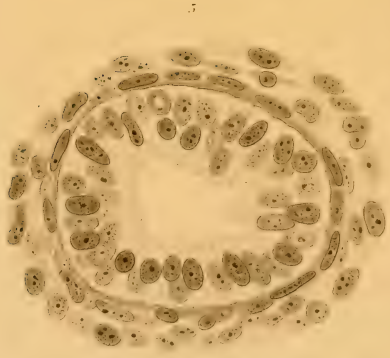
25D


20
20
20
kba
kba
kba
21
21
21
21
21
kba
kba
kba
kr
kr
kr
22
skb
24


1
rotes Blutkörperchen

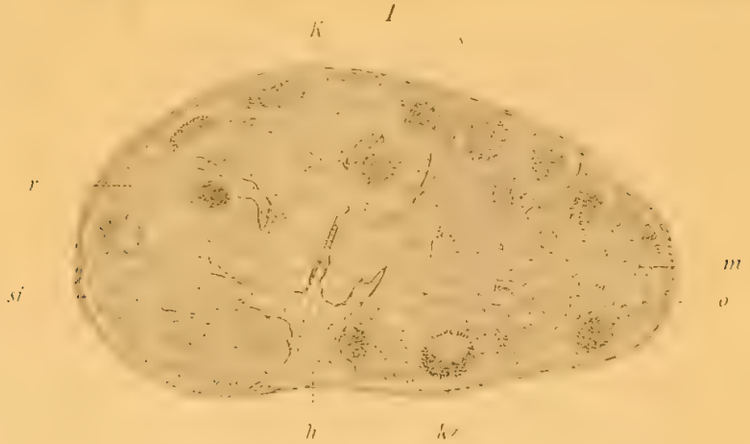

2


3

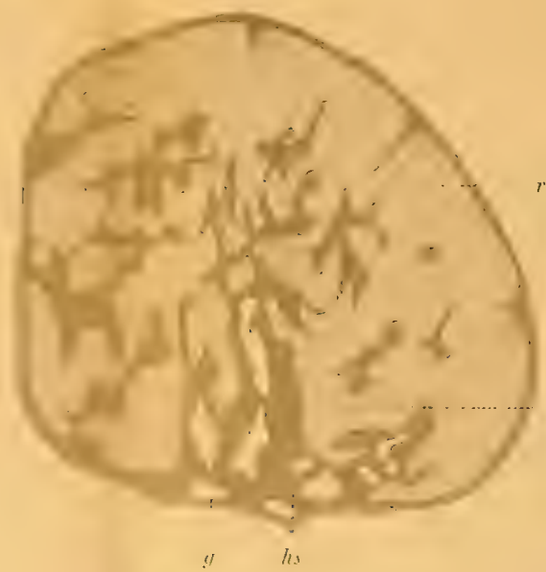

5
Muskelhaut

4
runde Kerne des Mesenchyms

1



2



3

4

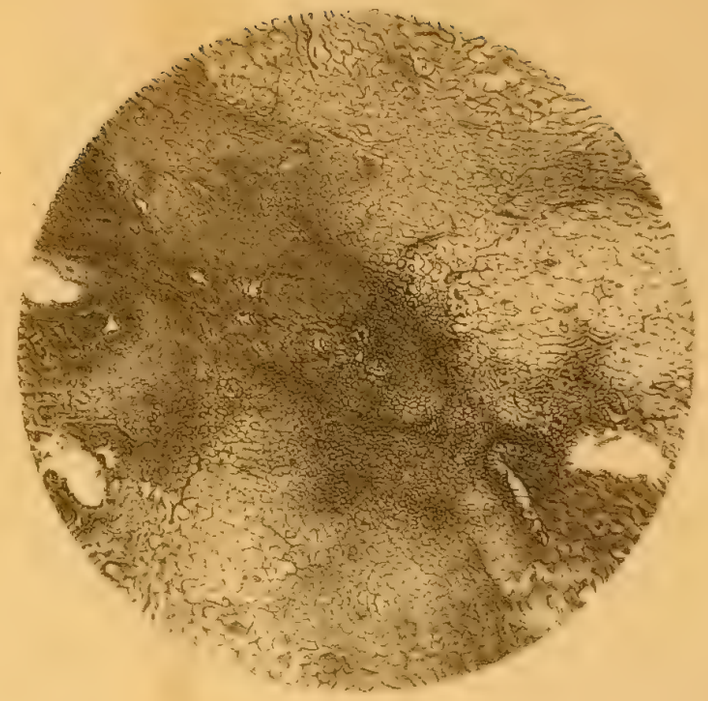
5

6

7

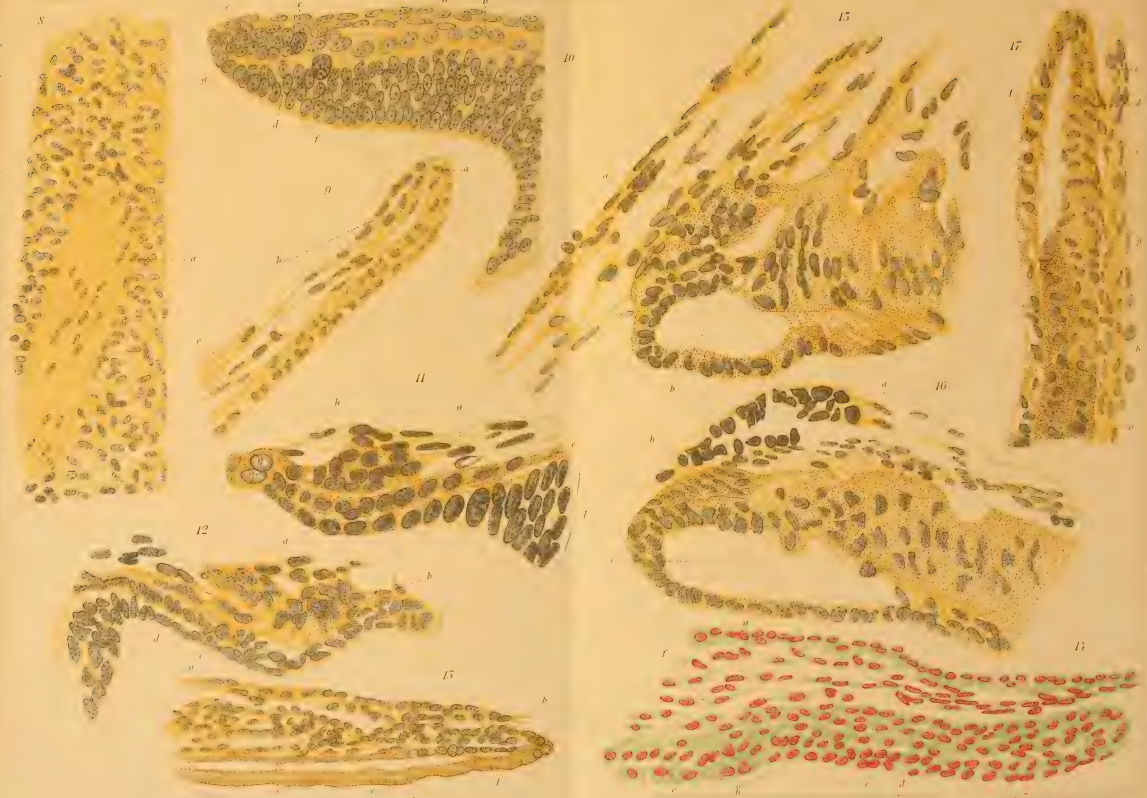
8

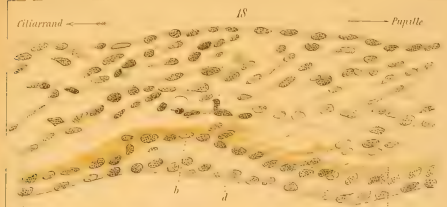
10

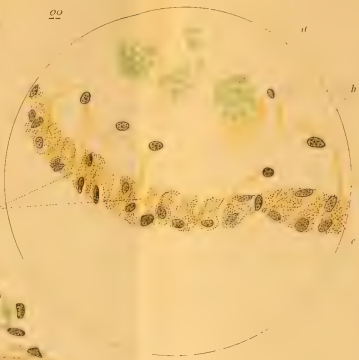


9

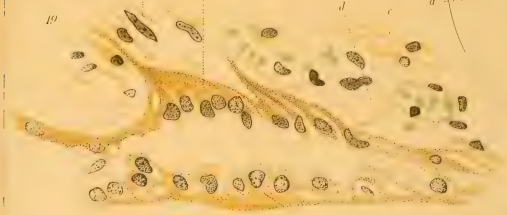
11

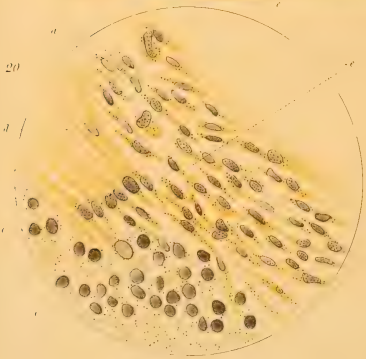

8
10
9
11
12
13
15
16
17
14


18
Ciliarrand
Papille

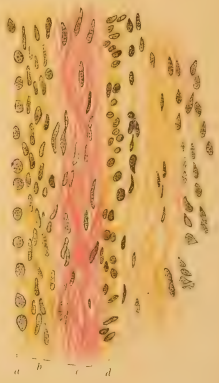

22

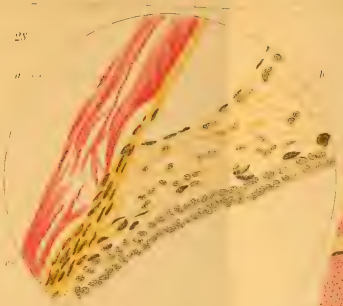
23

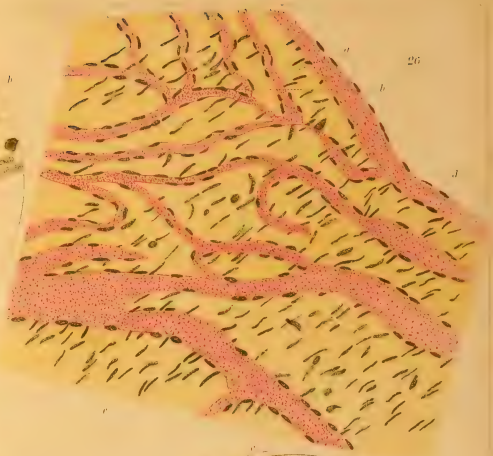

19

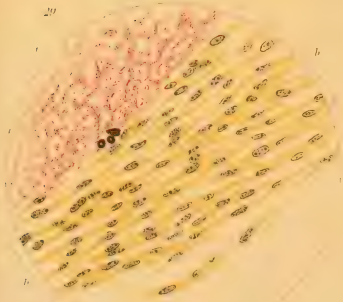

20

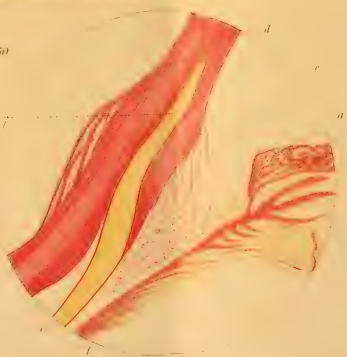
21

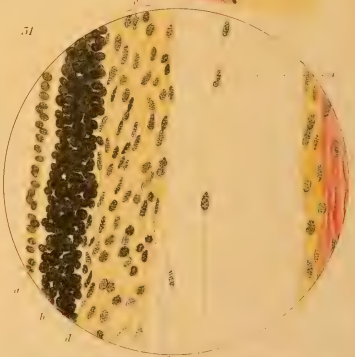

24



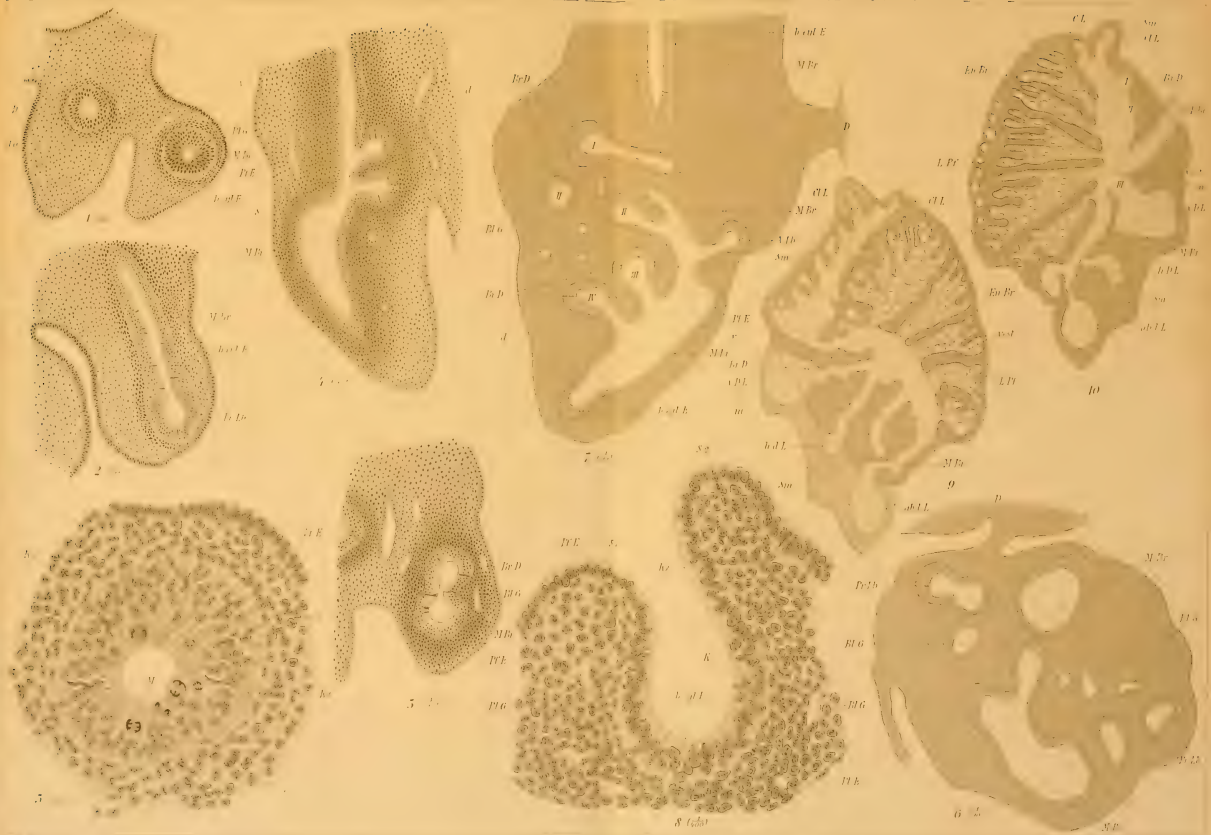


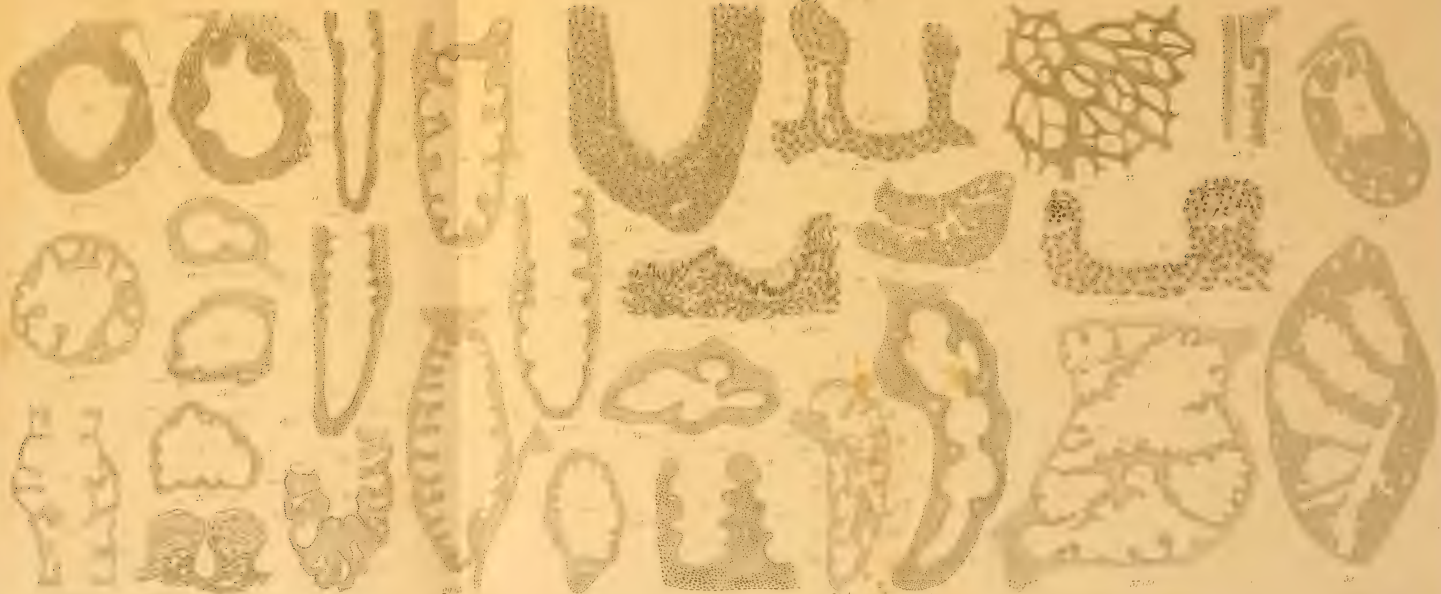


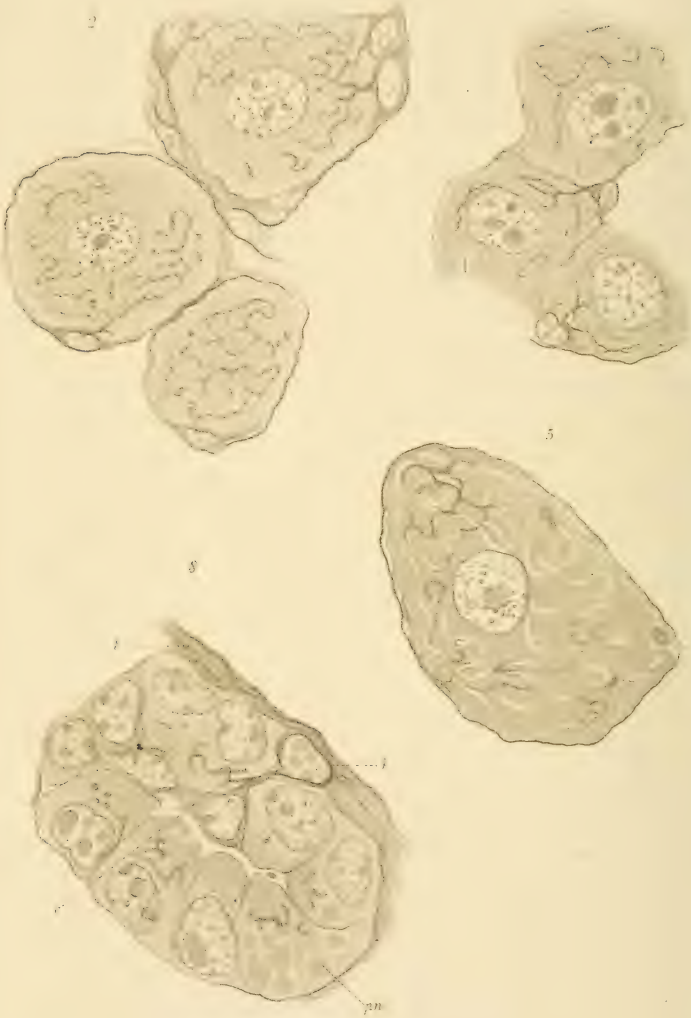




I'
I''
II'
II''
III'
III''
III'''
III''''
IV
V
VI
VII'
VII''
VIII'
VIII''
IX
X







Ester Johanson del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02639

1439